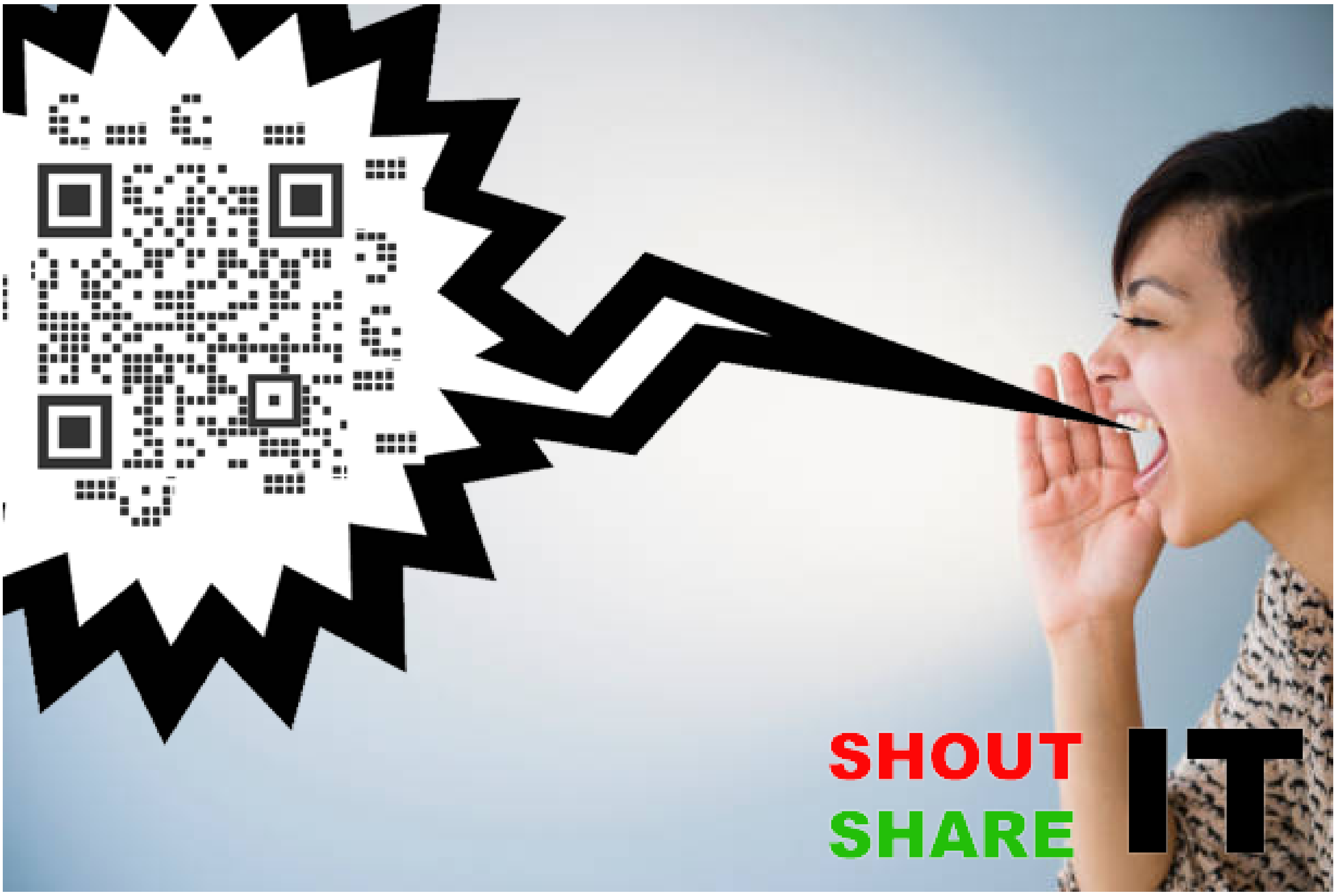

SHOUT
SHARE
IT

11

406
Nom

5
43

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen.

Achtundfünfzigster Band

Mit 41 Tafeln und 15 Figuren im Text.

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1894.

SMITHSONIAN
LIBRARY

149705
590.543
.Z47

Inhalt des achtundfünfzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 10. Juli 1894.

Seite
Über den Bau der Phalangidenaugen. Von F. Purcell. (Mit Taf. I u. II.) 1
Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei Trochosa singoriensis Laxm., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen. Von A. Jaworowski. (Mit Taf. III u. 2 Fig. im Text.) . . 54
Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Von A. Oka. (Mit Taf. IV—VI.) . . 79
Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Von O. Seeliger. (Mit Taf. VII—IX.) 152

Zweites Heft.

Ausgegeben den 7. August 1894.

Über die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg. Von A. Brauer. (Mit Taf. X u. XI.) 189
Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. I. Über einige Neapeler Solenogastres. Von J. Thiele. (Mit Taf. XII—XVI u. 3 Fig. im Text.) 222
Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Von E. Verson. (Mit Taf. XVII.) 303
Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und Menschen. Von A. Bühler. (Mit Taf. XVIII u. XIX.) 314
Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Von W. Schewiakoff. (Mit Taf. XX u. XXI.) 340

Drittes Heft.

Ausgegeben den 16. Oktober 1894.

Die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus Grube. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXII.) 355
Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen. Von J. Zenneck. (Mit Taf. XXIII.) 364
Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Von R. Hesse. (Mit Taf. XXIV, XXV u. 3 Fig. im Text.) 394

NATIONAL MUSEUM

Seite

Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo. Von O. Bürger. (Mit Taf. XXVI—XXVIII.) 440

Über das röhrenförmige Organ von Oncholaimus. Von O. zur Strassen. (Mit Taf. XXIX.) 460

Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Von Ch. M. Child. (Mit Taf. XXX u. XXXI.) 475

Über die Tonsilla oesophagea. Von A. Glinsky. (Mit 1 Fig. im Text.) . 529

Viertes Heft.

Ausgegeben den 27. November 1894.

Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Von Ida H. Hyde. (Mit Taf. XXXII—XXXVII u. 4 Fig. im Text.) 531

Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im Allgemeinen. Von A. Hoffmann. (Mit Taf. XXXVIII.) 566

Kentrochona Nebaliae n. g. n. sp., ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma. Von J. Rompel S. J. (Mit Taf. XXXIX.) . . 618

Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Von M. v. Lenhossék. (Mit 2 Fig. im Text.) 636

Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms. Von B. Friedlaender. (Mit Taf. XL.) 661

Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Von H. Rabl-Rückhard. (Mit Taf. XLI.) 694

Über den Bau der Phalangidenaugen.

Von

Fred. Purcell aus Kapstadt.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Berlin.)

Mit Tafel I und II.

Einleitung.

Wiederholt wurde in den letzten Jahren der Bau der Arachnidenaugen studirt. Zumeist betreffen diese Untersuchungen die Skorpione und Spinnen. Den Phalangiden wurde nach dieser Hinsicht wenige Aufmerksamkeit geschenkt, und die beiden einzigen Forscher, GRENACHER und PATTEN, welche sie mit Hilfe der neuen Methoden untersuchten, gelangten bezüglich der Auffassung der Phalangidenaugen zu völlig entgegengesetzten Resultaten.

Der Erste, welcher sich, so weit mir bekannt ist, mit der Anatomie der Phalangidenaugen beschäftigte, war TREVIRANUS (1816, 26), dem dann einige Zeit später TULK (1843, 27) folgte. Beide Arbeiten sind im alten Stile geschrieben und haben nur mehr historisches Interesse.

LEYDIG (1855—1862, 13, 14) verdanken wir einige gelegentliche Bemerkungen über verschiedene Theile des Auges; eine eingehende Beschreibung wurde jedoch von ihm nicht gegeben.

Erst GRENACHER (1879, 6), welcher in seiner großen Monographie auch das Auge von Phalangium opilio L. behandelte und es durch einige Abbildungen erläuterte, giebt die erste eingehende und, abgesehen von einem wichtigen Punkte, die genaueste Darstellung, welche wir besitzen.

1887 veröffentlichte PATTEN (20) eine sehr kurze, anderthalb Seiten umfassende, vorläufige Mittheilung, ohne Abbildungen, über eine vermuthlich amerikanische Phalangide.

Endlich habe ich selbst (22) eine kurze vorläufige Notiz über die Anatomie und Entwicklung des Auges von Leiobunum rotundum Latr.

(L. hemisphaericum Herbst) gegeben, welche sich aber nur auf einige wenige der bemerkenswerthesten Züge beschränkte.

Die vorliegende Untersuchung beabsichtigt hauptsächlich eine möglichst genaue und vollständige Beschreibung der Retinaelemente zu geben. Die Linse und der Glaskörper werden besonders aus dem Grunde, weil sie von Grenacher schon sehr genau beschrieben sind, weniger eingehend behandelt werden.

Die Präparate, welche als Beleg für die vorliegenden Ausführungen dienen, wurden bei Gelegenheit der zweiten Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft demonstrirt. Die Beobachtungen sind an allen denjenigen Species, welche ich mir in der Umgegend von Berlin in genügender Menge verschaffen konnte, gewonnen worden. Diese acht Species gehören sechs Genera[1] an. Dieselben lassen sich nach dem Bau ihrer Rhabdome in zwei natürliche Gruppen unterscheiden, welche ich durch den Namen eines charakteristischen Genus gekennzeichnet habe:

a) die Leiobunum-Gruppe; sie umfasst:
  1) Leiobunum rotundum Latr. (L. hemisphaericum Herbst),
  2) Phalangium opilio L. (Ph. cornutum L.),
  3) Phalangium brevicorne C. Koch,
  4) Platybunus triangularis Herbst;
b) die Acantholophus-Gruppe; die umfasst:
  5) Opilio parietinus de Geer,
  6) Acantholophus hispidus Herbst,

---

[1] Die Bestimmung der Species geschah mit Hilfe des ausgezeichneten Buches von Simon (24), dessen Nomenklatur ich, außer in dem folgenden Punkte, angewendet habe. Das Genus Phalangium, wie ich es hier verstehe, und welches in meiner Arbeit durch Phalangium opilio L. und Ph. brevicorne C. K. vertreten ist, stimmt überein mit dem Genus Cerastoma von C. L. Koch und Anderen. Es ist charakterisirt durch die hornähnliche Verlängerung, welche sich an der Basis des zweiten Gliedes der Cheliceren beim Männchen findet. Simon dagegen, welcher keinen Unterschied zwischen den Weibchen von Cerastoma und Opilio fand, vereinigte beide Genera unter dem Namen Phalangium. Ich habe nun aber gefunden, dass im Bau der Retina die Species von Koch's Gattung Cerastoma (Phalangium opilio und Ph. brevicorne) sehr nahe Leiobunum verwandt sind, aber beträchtlich von Opilio parietinus de Geer abweichen, während die letztere Art wiederum sehr nahe Acantholophus und Oligolophus verwandt ist. Aus diesen Gründen bin ich gezwungen, die beiden erstgenannten Species (Phalangium opilio und Ph. brevicorne) von Opilio parietinus wieder zu trennen, und ich habe statt Koch's Namen Cerastoma den Namen Phalangium L., für welche Gattung Phalangium opilio L. typisch ist, gebraucht, während Opilio Herbst für die Gattung bleibt, für welche Opilio parietinus de Geer den Typus darstellt.

7) Oligolophus palpinalis Herbst (Op. terricola C. Koch),

8) Oligolophus tridens C. Koch.

Jede von diesen Arten wurde von mir mit möglichster Genauigkeit geprüft, und alle Angaben in der folgenden Darstellung gelten für alle Species, falls das Gegentheil nicht besonders hervorgehoben ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Geheimrath Professor F. E. Schulze für das lebhafte Interesse, das er meiner Arbeit zuwandte, sowie für die Überlassung der reichen Hilfsmittel des Berliner Zoologischen Instituts meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor E. Korschelt bin ich für vielfachen freundlichen Rath zu herzlichem Dank verpflichtet.

Untersuchungsmethoden.

Von den technischen Schwierigkeiten, mit welchen bekanntlich eine Untersuchung der Retina zu kämpfen hat, ist die größte diejenige, eine geeignete Konservirungsflüssigkeit zu finden.

Die gewöhnlichen kalten wässerigen Lösungen sind wenig brauchbar, wahrscheinlich weil sie viel zu langsam eindringen und die rasch sich verändernden Gewebe des Auges erst einige Zeit nach dem Tode erreichen.

Warme wässerige Lösungen zwischen 35 und 95° C. dringen zwar rasch ein, aber die wichtigen Zellgrenzen werden oft undeutlich wiedergegeben und die Rhabdome werden durch die Hitze stark verlängert, so dass ihre Bilder zum Studium weniger geeignet sind.

Um diese Schwierigkeiten zu überwinden, und um ein rascheres Eindringen ohne Anwendung von Hitze zu bewirken, bin ich fast ausschließlich nach folgendem Princip vorgegangen. Die gewöhnlichen wässerigen Reagentien (Pikrinsäure, Flemming'sche Lösung etc.) werden mit einer gleichen Menge von absolutem Alkohol vermischt, wodurch sich eine Flüssigkeit ergiebt, die 50% Alkohol enthält und welche die Fähigkeit hat, schnell in das Gewebe einzudringen. Diese Mischungen habe ich gewöhnlich in kaltem Zustande, nur für bestimmte Zwecke auch warm angewandt.

Kalte alkoholische Pikrinsäurelösung, welche ich durch Mischung von absolutem Alkohol und einer gesättigten wässerigen Pikrinsäurelösung zu gleichen Raumtheilen erhielt, ist die bei Weitem beste Konservirungsflüssigkeit, welche ich kenne, für die Darstellung der feinsten Strukturen in der Retina. Der abgeschnittene Cephalothorax bleibt in der Mischung drei oder mehr Stunden, und wird nachher mit 63%igem Alkohol ausgewaschen. Die Kerne, Zellgrenzen, die Wabenstruktur des Protoplasmas und die Rhabdome bleiben ausgezeichnet erhalten. Das hohe Lichtbrechungsvermögen der Rhabdome und die Eigenschaft der verschiedenen Theile der letzteren, sich verschieden zu färben, sowie besonders die Lösbarkeit des Pigments werden dadurch nicht beeinträchtigt oder gemindert. Gewisse Nachtheile dieses Reagens beruhen in der schlechten Konservirung der Nervenfasern. In Folge dessen mussten neben dieser Methode noch andere angewendet werden.

Da die Nervenfasern durch kalte Flüssigkeiten überhaupt sehr schlecht zu konserviren sind, so muss man die betreffenden Reagentien warm anwenden, und zwar bei Temperaturen zwischen 35 und 95° C. (z. B. alkoholische Pikrinsäurelösung bei 45° C.; Pikrinschwefelsäure bei 56° C.).

Zum Studium der Rhabdome eignet sich am besten die Härtung in kalter alkoholischer Pikrinsäure und die Färbung mit Hämatoxylin. Um bei gewissen Species (z. B. Phalangium, Acantholophus) die Wabenstruktur der Rhabdome deutlich zu machen, muss man, so lange das Objekt in der Flüssigkeit sich befindet, dieselbe auf 35° C. erwärmt halten. Ferner habe ich, um eine Differenzirung zwischen dem centralen Rhabdomer und den peripheren Rhabdomeren zu bekommen, die Objekte 20 Minuten lang bei 45—50° C. in 50%igem Alkohol, der bei derselben Temperatur mit Pikrinsäure gesättigt war, gehärtet. Das Pigment des Auges, welches durch die warme Flüssigkeit gelöst wird, färbt die Kerne und gewisse Theile des Rhabdoms (besonders das centrale Rhabdomer) tief braun oder schwarz, während die übrigen Theile des Rhabdoms ungefärbt bleiben oder höchstens einen hellbraunen Ton annehmen. Aus solchen Präparaten darf natürlich das Pigment nicht entfernt werden, und eine weitere Färbung ist überflüssig.

Übersichtsbilder, welche die richtigen topographischen Verhältnisse der Theile des Auges zeigen, sind sehr schwer zu gewinnen, weil bei Anwendung von kalten Lösungen der Glaskörper schrumpft, bei Anwendung von warmen die Rhabdome und Retinazellen sich verlängern. Am besten eignet sich hierfür vielleicht eine Mischung von FLEMMING'scher Lösung und Alkohol absolutus zu gleichen Theilen, welche man bei gewöhnlicher Temperatur anwendet; ferner auch warme alkoholische Mischungen (mit FLEMMING'scher Lösung, Pikrinsäure etc.) bei einer Temperatur von 56° C. für 40 Minuten.

Das Pigment wurde mittels einer Mischung von zwei Theilen 80%igem Alkohol, einem Theil Glycerin und 2 bis 3% Salzsäure (nach GRENACHER's [8] Angaben) entfernt. Die Fähigkeit dieser Mischung, das Pigment zu lösen, wird sehr durch die Methode der Härtung beeinflusst. Sie entfernt das Pigment vollständig in $^1/_4$—$^1/_2$ Minute aus dünnen Schnitten (3,5 μ), welche in kalter alkoholischer Pikrinsäure gehärtet sind, ohne das Gewebe im geringsten zu schädigen. Dagegen ist für solche Präparate, welche in warmen Flüssigkeiten gehärtet sind, eine längere Einwirkung und oft ein gelindes Erwärmen nöthig, wobei die Schnitte mehr oder weniger stark leiden.

Man färbt am besten mit Hämatoxylin. Schnitte von 3,5 μ Dicke werden nach der Entfernung des Pigments 20 Minuten in Delafield-sches Hämatoxylin gebracht, dann einige Stunden in gewöhnlichem Wasser (nicht in salzsaurem Alkohol) ausgewaschen.

Es ist in Folge der Kleinheit der Elemente der Retina unbedingt nothwendig, lückenlose Serien von Schnitten zu bekommen, welche nicht mehr als 3,5 μ dick sind. Es wäre mir dieses ohne Anwendung der Lösung von Mastix und Kollodium (in Alkohol und Äther) unmöglich gewesen. Diese Methode verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Professor Karl Heider[1], der sie zuerst in seiner Hydrophilus-Arbeit erwähnt. Die Oberfläche des Paraffinblockes wird jedes Mal vor dem Schneiden mit dieser Lösung überstrichen. Das dünne Häutchen von Mastixkollodium, welches nach der Verdunstung des Alkohols und Äthers zurückbleibt, genügt um ein Zerreißen oder Brechen des Schnittes, wenn das Messer durch das harte Chitin des Körpers geht, zu verhindern. Das Schneiden wird dadurch sehr erleichtert, dass man zuerst mit dem Mikrotom einen großen Theil der Linse und der vorderen chitinösen Wand des Augenhöckers wegschneidet. Das Objekt wird dann noch einmal in Paraffin eingebettet, bevor man die definitiven Schnitte, welche quer zur Sehachse liegen, anfertigt.

Die Untersuchung wurde in einem Medium vorgenommen, welches einen niedrigen Brechungsindex hat, wie z. B. Wasser, Alkohol und besonders einer Lösung von essigsaurem Kali. Präparate halten sich in letzterem Medium mehrere Jahre, jedoch wird die Färbung gewöhnlich nach einigen Wochen theilweise ausgezogen. Sie können aber dann leicht, wenn es nothwendig ist, zu jeder Zeit wieder gefärbt werden. Kanadabalsam ist wegen seines hohen Brechungsindex wenig geeignet, weil die feineren Details verschwinden oder sehr undeutlich werden.

In Bezug auf die oben angegebene Herstellungsmethode der Schnitte (alkoholische Pikrinsäurelösung — Grenacher'sche Flüssigkeit — Hämatoxylin — essigsaures Kali) ist es wichtig zu bemerken, dass der Zustand der definitiven Präparate bei verschiedenen Individuen derselben Species sehr verschieden ist. Es ist desshalb zu rathen, von jeder Art, die man untersucht, eine größere Zahl von Schnittserien anzufertigen. Von meinen Schnittserien erwies sich zwar gewöhnlich die größere Zahl als gut, doch fand ich immer unter ihnen eine oder zwei Serien, deren Erhaltungszustand und Färbung ganz musterhaft waren, und welche die übrigen hierin weit übertrafen. Nachdem ich mir lückenlose Schnittserien mit gut erhaltenen Zellgrenzen verschafft hatte, wurden die Zellgrenzen in jenem Theil der Retina, welcher genau quer getroffen war, mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen. Jede Retinula in einer der Zeichnungen wurde dann mit einer Zahl versehen. Durch sorgfältige Vergleichung mit der Zeichnung des nächsten Schnittes lässt sich mit absoluter Sicherheit jede Retinula in letzterem identificiren und jede mit der ihr zukommenden Zahl versehen. Nachdem derart mit allen Zeichnungen von sämmtlichen Schnitten verfahren ist, kann man schließlich den Querschnitt durch eine und dieselbe Retinula in jeder Region der Retina genau feststellen und studiren.

---

[1] K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. I. Theil. Jena 1889.

I. Orientirung über den gröberen Bau der Phalangidenaugen.

Die Phalangiden besitzen im Gegensatz zu den meisten Arachniden nur zwei Augen. Dieses Augenpaar ist bekanntlich in einem Höcker auf der Dorsalfläche des Cephalothorax enthalten. Die Sehachsen bilden einen rechten Winkel mit einander und liegen in einer Transversalebene des Körpers, so dass sie seitwärts und aufwärts gerichtet sind. Da die Basen der beiden Augen zum größten Theil in der Medianebene (in Fig. 11 durch den Pfeil angedeutet) sich berühren, so sind sie hier abgeplattet, während der übrige Theil der Oberfläche des Augenbulbus gewölbt ist.

Jedes Auge ist durch eine Scheidewand, die präretinale Zwischenlamelle Graber's (5) (*prae.m* Fig. 10), welche eine direkte Fortsetzung der Basalmembran (*bm* Fig. 10) der Hypodermis ist, in einen äußeren und inneren Abschnitt geschieden. Der erstere funktionirt als dioptrischer Apparat und besteht aus dem Glaskörper (*Gl*) mit seinem Abscheidungsprodukt, der Linse (*L*). Glaskörper und Linse sind von einer Zone pigmentirter Hypodermiszellen (*Pg*²) resp. pigmentirter Cuticula (*Pg*¹) umgeben.

Der innere Abschnitt dagegen bildet den percipirenden oder nervösen Theil des Auges, der sich hauptsächlich aus einer mächtigen Retina (*Rt*) und einer viel dünneren Nervenfaserschicht (*Nv* Fig. 11), die proximal von ihr liegt, zusammensetzt. Die Oberfläche dieses Abschnittes ist, mit Ausnahme des abgeplatteten medianen

Theiles, von einer Membran (der Periretinalmembran MARK's, *peri.m*) und ihrer dünnen zelligen Matrix (*Mx*) umgeben. Da diese Membran nicht zwischen die Augen dringt, sondern am Rande der erwähnten Berührungsstelle beider Augen kontinuirlich von einem zum anderen Auge übergeht, so bilden die periretinalen und die oben genannten präretinalen Membranen beider Augen zusammen eine einzige Kapsel (die Retinalkapsel MARK's), welche die beiden Retinae sammt Nervenfaserschichten in einer gemeinsamen Hülle einschließt. Auf der ventralen Seite ist die Kapsel von einer Anzahl Löchern durchbrochen, welche in zwei parallelen Reihen von gewöhnlich je acht angeordnet sind, durch deren jedes ein Sehnerv hindurchtritt.

II. Linse und angrenzende Cuticula.

Die Linse ist bekanntlich eine verdickte durchsichtige Partie der chitinösen Cuticula des Körpers. Ihre stark konvexen Flächen gehören, wie GRENACHER sagt, Kugelflächen von ungleichen Radien an, und zwar übertrifft derjenige der äußeren den der inneren.

Die an die Linse angrenzende Cuticula lässt deutlich drei chitinöse Schichten erkennen, von denen die äußerste (Ct^1 Fig. 10 u. 11) sehr dünn, stark lichtbrechend, homogen ist und sich nicht färbt. Die mittlere (Ct^2) erscheint viel dicker und meist pigmentirt, besonders in der unmittelbar der Linse benachbarten Partie, welche dadurch wie eine breite dunkle Zone (Pg^1) erscheint. Die mittlere Lage zeigt nur eine undeutliche Schichtung, während diese bei der innersten Lage (Ct^3) sehr deutlich ausgeprägt ist.

Von diesen drei Schichten geht nur die äußerste unverändert bezüglich ihrer Dicke und sonstigen Beschaffenheit in die äußere Lage der Linse über; die mittlere und innere Schicht dagegen werden stark verdickt und bilden die Masse der Linse. In der letzteren lassen sich diese beiden inneren Schichten nicht mehr von einander unterscheiden, zumal sie auch in ihrer Beschaffenheit jetzt sich ähnlich erweisen, indem sie mit Hämatoxylin sich intensiv färben, gerade so wie die weiche, neugebildete Cuticula während der Häutung. Die Cuticula des Körpers nimmt sonst kaum eine Färbung an. Auch die Substanz der Linse ist gegen Reagentien weniger widerstandsfähig; so wird sie z. B. durch heiße Pikrinschwefel- und Pikrinsalpetersäure stark angegriffen, obwohl dies bei gewöhnlicher Cuticula durchaus nicht der Fall ist.

In der Cuticula finden sich zwei Arten von Porenkanälen, gröbere und feinere. Von diesen konnte ich die gröberen, eben so wenig wie GRENACHER, in der Linse auffinden, obwohl sie LEYDIG (13, p. 434) beschreibt und abbildet. Die anderen Porenkanäle (*por*), welche äußerst fein sind und die ganze Dicke der Cuticula in großer Anzahl durchsetzen, sind auch in der ganzen distalen Partie der Linse deutlich zu unterscheiden, dagegen konnte ich sie nicht im Centrum und in der proximalen Partie erkennen.

III. Glaskörper.

Zu der genauen Beschreibung, welche **Grenacher** vom Glaskörper (*Gl* Fig. 10 u. 11) giebt, kann ich nichts Neues hinzufügen. Er ist ein durchsichtiger Theil der Hypodermis (*Hy*), in welche er kontinuirlich übergeht. Die kleinen Kerne liegen am proximalen Ende ihrer Zellen. Nur an der Grenze, wo der Übergang in die Hypodermis stattfindet, verschiebt sich ihre Lage nach der Mitte und dem distalen Ende (Pg^2). Hier sind auch die Zellen pigmentirt und ihre Kerne erscheinen langgestreckt. Dieser Ring von Pigmentzellen (Pg^2), der direkt unter der oben erwähnten Pigmentzone (Pg^1) der Cuticula liegt, bildet mit der letzteren zusammen eine Pigmentwand, welche verhindert, dass die Lichtstrahlen auf anderem Wege als durch die Linse in das Auge eindringen.

Der Glaskörper umschließt die proximale Fläche der Linse kapselartig. Am stärksten entwickelt ist er bei Platybunus, wo seine Dicke mehr als $^2/_3$ derjenigen der Linse beträgt. Bei Phalangium ist er ein halbes Mal so dick, bei den übrigen Genera dagegen beträchtlich dünner, etwa $^1/_5$ so dick wie die Linse.

IV. Retina.

Die Retina (*Rt* Fig. 10 u. 11) liegt direkt unter dem Glaskörper, indem sie von ihm nur durch die präretinale Membran (*prae.m*) getrennt ist. Ihre distale Fläche ist also konkav und mit der inneren Wölbung der Linse koncentrisch.

Wie schon **Grenacher** (6) beschreibt, setzt sich die Retina aus einer einzigen Lage sehr langer Nervenendzellen (Fig. 23) zusammen, von denen eine jede an ihrem distalen Ende (bei x) einen stark lichtbrechenden Körper, das Rhabdomer, abscheidet, an ihrem proximalen Ende dagegen, in dessen Nähe der Kern (k) liegt, in eine Nervenfaser (*nf*) übergeht. Während der distale den Sehstab tragende Theil gerade und mehr oder weniger senkrecht zur proximalen Fläche des Glaskörpers steht, biegt der proximale Abschnitt der meisten Zellen allmählich nach der Stelle um, wo der zunächst befindliche Sehnerv (vgl. Fig. 11) durch die Retinakapsel dringt. Da diese Stellen nicht in der Sehachse liegen, sondern ventral von ihr, so erscheint die Retina in den meisten Fällen bilateral symmetrisch gebaut (vgl. Fig. 10 u. 11), was ferner auch durch den Umstand bewirkt wird, dass der Breitendurchmesser zwischen der hinteren und vorderen Fläche (Fig. 10) größer ist als zwischen der medialen (dorsalen) und lateralen Fläche (Fig. 11). Ein zur Sehachse vertikal geführter Schnitt durch die Retina zeigt sie desshalb von ovalem Umriss. Es dürfte nicht überflüssig sein zu bemerken, dass die bilaterale Symmetrie auf die Retina beschränkt ist und nicht für die Linse und den Glaskörper gilt, da diese letzteren und also auch die distale Fläche der Retina selbst völlig kreisförmig sind.

Leiobunum rotundum unterscheidet sich von den anderen Arten dadurch, dass bei der größten Zahl der Retinazellen ihr proximaler Theil nicht nur ventralwärts, sondern auch nach vorn gekrümmt ist, wodurch die Retina asymmetrisch und nicht bilateral-symmetrisch gebaut erscheint.

Als eine der wichtigsten und bemerkenswerthesten Eigenschaften der Retina ist die konstante Anordnung ihrer Elemente zu Gruppen (Retinulae) von je vier Zellen hervorzuheben, sowie die Vereinigung der Sehstäbe dieser vier Zellen zu einem einzigen Stück, dem Rhabdom, welches mithin aus vier Theilen oder Rhabdomeren gebildet ist.

Die ganze Retina setzt sich aus diesen Retinulae zusammen, welche in direkter Berührung mit einander stehen, da keine Pigment- oder andere Zellen zwischen ihnen vorkommen.

1. Die Form der Retinulazellen.

Die Zellen einer Retinula (Fig. 1) sind immer so zu einander angeordnet, dass eine in der Achse liegt und von den anderen drei umgeben wird. Ich bezeichne die erstere als die centrale (*c*), und die letzteren als die peripheren (*p*) Zellen. Diese beiden Zellarten unterscheiden sich sowohl durch ihre Gestalt als auch durch den Bau ihrer Rhabdomere beträchtlich von einander.

Die peripheren Zellen[1] (p^1, p^2, p^3 Fig. 1—8) sind die größten und erscheinen in allen Regionen, das distale Ende ausgenommen, fast gleichmäßig dick; nur am distalen Ende werden sie bei den meisten Arten etwas dünner oder (bei der Acantholophus-Gruppe) sogar zugespitzt. Sie sind prismatisch, fünf- bis sechsseitig oder etwas abgerundet und sind auch an ihrem proximalen Ende nicht durch den Kern (*k* Fig. 1 *B*) aufgetrieben.

---

[1] In den Fig. 1—8 sind die peripheren Zellen dunkler schattirt als die centrale, um dem Leser die Unterscheidung beider Zellarten leichter zu machen. Es muss indessen bemerkt werden, dass diese Verschiedenheit nur bisweilen, nicht aber für gewöhnlich in den Präparaten zu erkennen ist.

Die centrale Zelle (*c*, c^1, c^2, c^3 Fig. 1—8) dagegen variirt in den verschiedenen Abschnitten beträchtlich in ihrer Form (*c* Fig. 1). Da sie stets ihre Lage zwischen den drei peripheren Zellen beibehält, so nimmt sie im größten Theil ihrer Länge außer an den Enden eine dreiseitige Gestalt an. Der größte Theil des nicht stäbchentragenden Abschnittes der Zelle ist (außer bei Opilio) schlank, dreiseitig und nur halb so dick im Durchmesser wie die peripheren Zellen oder noch dünner (Fig. 1 *C* und 1 *D*). Am proximalen Ende aber ist sie durch den hier liegenden Kern (*k* Fig. 1 *A*) stark aufgetrieben und fünf- bis sechsseitig. Auch gerade proximal vom Rhabdom verdickt sich die centrale Zelle beträchtlich (Fig. 1 *E* und 6 *A*) und wird ungefähr eben so dick wie die peripheren, behält aber ihre dreiseitige Form bei. In der Rhabdomregion werden die drei flachen Seiten konkav und bilden dann drei Längsrinnen, welche um so tiefer werden, je mehr man sich dem distalen Ende nähert. In jeder Rinne liegt eine periphere Zelle. Bisweilen erstrecken sich diese Rinnen auch weiter proximalwärts vom Rhabdom (Fig. 1 *E*).

Durch gelungene Maceration in Haller'scher Flüssigkeit kann man eine Anzahl von isolirten Retinulae erhalten, deren vier Zellen noch durch ihre Rhabdomere zusammenhängen. Ein solches Präparat, welches Fig. 22 wiedergiebt, zeigt die charakteristische centrale Zelle (*c*) sehr gut. In Fig. 23 ist eine völlig isolirte periphere Zelle dargestellt, von welcher der Sehstab bei *x* abgetrennt ist.

Bei Opilio parietinus weicht die Gestalt der centralen Zelle von der typischen nur in so weit ab, als der Abschnitt zwischen Rhabdom und Kern nur ein wenig dünner ist als die peripheren Zellen und oft die Längsrinnen sich auf der ganzen Länge finden. Ein Querschnitt (Fig. 5 *A* u. 5 *B*) durch diese Zelle bietet ein sehr charakteristisches Bild wegen der scharfen Kanten der Zelle, welche das Aussehen hervorrufen, als ob die letztere in den Raum zwischen die peripheren Zellen wie hineingegossen wäre. Die Querschnitte durch die letzteren erscheinen dagegen mehr abgerundet, da die Kanten dieser Zellen stumpfere sind.

2. Der sehstabtragende Theil der Zellen und seine Beziehung zum Rhabdom.

Die centrale Zelle erzeugt ein axiales Rhabdomer (hellblau in Fig. 1 *F* bis 1 *M*), welches die seitliche Grenzfläche der Zelle an drei Stellen erreicht, nämlich am Boden jeder der Längsrinnen, um hier mit den drei peripheren Rhabdomeren zu verschmelzen. Die Rhabdomere (dunkelblau in Fig. 1 *F* bis 1 *M*) der peripheren Zellen dagegen liegen excentrisch, der centralen Zelle genähert, und erreichen die Zellenoberfläche nur an einer Stelle, nämlich da, wo sie mit dem Rhabdomer der centralen Zelle in Berührung kommen.

Durch diese Art von Rhabdombildung wird das Protoplasma der centralen Zelle in der Rhabdomregion in drei Plasmastränge (c^1, c^2, c^3 Fig. 1 *G* bis 1 *M* und 6 *B* bis 6 *G*) getheilt, welche nur proximal vom Rhabdom zusammenhängen. Ein Querschnitt muss demnach genau ein Bild geben, als ob das Rhabdom von sechs Zellen umgeben wäre, wie es Patten (20) wirklich angenommen hat. In der That, wenn man solche Schnitte wie die von Opilio (Fig. 5 *C* bis 5 *F*) oder die von Acantholophus (Fig. 6 *D* bis 6 *F*) betrachtet, so ist es beim ersten Anblick wirklich schwer zu glauben, dass nur vier und nicht sechs Zellen vorhanden sind.

Durch zahlreiche Schnitte, welche ich durch das proximale Ende des Rhabdoms bei jeder der acht Arten führte, habe ich mich völlig überzeugt, dass es wirklich so ist, wie ich oben angegeben habe, dass nämlich drei von den scheinbaren Zellen (c^1, c^2, c^3) nur die distalen Theile der centralen Zelle der Retinula sind. Besonders klar ist dies auf solchen Präparaten zu erkennen, auf welchen die Zellgrenzen sehr scharf hervortreten, wie es in dieser Region gewöhnlich der Fall ist (vgl. Fig. 1 *E* mit 1 *F* und 5 *A* mit 5 *B*).

Die drei Plasmastränge der centralen Zelle spielen jedenfalls eine nicht unwichtige Rolle in der Physiologie des Auges, da ihnen, wie weiter unten (p. 28) beschrieben wird, bei der Acantholophusgruppe hauptsächlich die Aufgabe zufällt, den Zugang des Lichtes zu den Rhabdomen zu reguliren. Ich werde sie desshalb ausführlich beschreiben.

Da jeder der Plasmastränge, wie ein Blick auf Fig. 5 *D* zeigt, zwischen dem Rhabdom, zwei peripheren Zellen und einer angrenzenden Retinula liegt, so können wir vier korrespondirende Begrenzungsflächen unterscheiden, von denen drei stets vorhanden sind, die vierte dagegen mitunter fehlen kann.

Diese letztere ist diejenige, welche an das Rhabdom grenzt und deren Breite, wie später gezeigt wird, mit der Breite des centralen Rhabdomers an derselben Stelle übereinstimmt (vgl. Fig. 1 *F* bis 1 *M*). Folglich ist bei solchen Arten, welche ein gut entwickeltes centrales Rhabdomer besitzen (Leiobunum, Fig. 1 *G* bis 1 *M* und Phalangium, Fig. 8), diese Grenzfläche immer zu sehen, die Stränge sind mindestens vierseitig (niemals dreiseitig) und verhindern vollkommen, dass die drei peripheren Zellen einander berühren.

Bei der Acantholophusgruppe finden wir andere Verhältnisse. Hier ist das centrale Rhabdomer in der Mittelregion des Rhabdoms sehr reducirt und kann stellenweise sogar ganz fehlen (z. B. Acantholophus, Fig. 6 *D* und 6 *E*). Ebenfalls verliert auf dieser gleichen Region jene Grenzfläche der Plasmastränge an Breite und verschmälert sich bis zu äußerster Feinheit (Opilio parietinus, Fig. 5 *C*) oder sie verschwindet ganz (Acantholophus, Fig. 6 *D*). Im letzteren Falle stehen die Plasmastränge der centralen Zelle sogar nicht mehr in Berührung mit dem Rhabdom an der betreffenden Stelle, werden sehr fein und sind daher manchmal schwer zu erkennen (Fig. 6 *D*). In beiden Fällen nehmen die Stränge an der betreffenden Stelle eine charakteristische oft dreiseitige Form an, indem sie mit scharfen Kanten versehen sind. Dadurch erinnern sie in der Gestalt sehr stark an den nicht rhabdomtragenden Abschnitt der centralen Zelle selbst (vgl. Fig. 5 *A* mit 5 *C*).

Es verdient bemerkt zu werden, dass die Stränge der centralen Zelle, wie dünn sie auch sein mögen, in der Rhabdomregion bei allen Arten ohne Ausnahme an der Bildung der seitlichen Grenzfläche des ganzen rhabdomtragenden Abschnittes der Retinula Antheil nehmen. Dieses Verhalten ist besonders gut in Fig. 6 *D* und 6 *E* zu erkennen.

Auf Querschnitten durch den proximalen Abschnitt[1] des Rhabdoms (Fig. 1 *F* bis 1 *I*; 5 *C* bis 5 *D*; 6 *B* bis 6 *E*) können die Stränge der Centralzelle leicht daran erkannt werden, dass sie konstant in den Winkeln liegen, welche von den Strahlen des Rhabdoms gebildet werden, und hier viel dünner sind als eine der peripheren Zellen. Bei Platybunus ist dieses Letztere auch im distalen Abschnitt des Rhabdoms der Fall, indem die Plasmastränge bei dieser Gattung überall fast dieselbe geringe Dicke behalten. Bei allen anderen Formen indessen erscheint der distale Abschnitt der Stränge, welcher ungefähr ein Drittel des ganzen Stranges ausmacht, keulenförmig verdickt. Dadurch ist eine entsprechende Größenabnahme der distalen Enden der peripheren Zellen bedingt. Dieses Verhalten ist weniger ausgeprägt bei Leiobunum (Fig. 1 *M*) und Phalangium (Fig. 8) bei denen alle sechs Enden der Zellen fast gleich groß sind. Bei der Acantholophusgruppe ist dieser Process so ins Extreme gesteigert, dass die Größenverhältnisse zwischen den beiden Zellarten genau entgegengesetzt sind denen, welche man in dem proximalen Abschnitt des Rhabdoms findet. Man kann am besten eine Vorstellung von diesen Größenverhältnissen gewinnen, wenn man die Schnittserie in Fig. 6 *B* bis 6 *G*, oder Fig. 5 *C* bis 5 *H*, Retinula 4, vergleicht. Das Anwachsen der Stränge der Centralzelle an ihrem distalen Ende kann man leicht an einem und demselben Schnitt durch verschiedene Einstellung beobachten; Fig. 6 *F′* und 6 *F″* stellen z. B. die proximale und die distale Fläche desselben Schnittes dar.

---

[1] Wie weiter unten (p. 14) erklärt wird, zerfällt das Rhabdom in einen proximalen (*prox*, Fig. 1, 5 u. 6) und einen distalen (*dist*, Fig. 1, 5 u. 6) Abschnitt.

Da die distale Region aller Zellen intensiv pigmentirt ist, so folgt daraus, dass das äußere Ende des Rhabdoms, welches dem Lichte ausgesetzt ist, in einen Pigmentmantel eingehüllt ist. Derselbe gehört bei Platybunus hauptsächlich den peripheren Zellen an, bei Leiobunum und Phalangium findet er sich zur Hälfte in der centralen Zelle, zur Hälfte in den peripheren Zellen, während er in der Acantholophusgruppe fast völlig der centralen Zelle zukommt.

3. Bau des Rhabdoms.

Wie oben schon erwähnt wurde, tragen alle Zellen einer Retinula zur Bildung des Rhabdoms bei, indem eine jede ein Rhabdomer abscheidet; das der centralen Zelle aber unterscheidet sich beträchtlich im Bau und auch in der Beschaffenheit von denen der peripheren Zellen. Das centrale Rhabdomer färbt sich stets hellblau mit Hämatoxylin, die peripheren dagegen entweder ganz, oder doch in ihrem größten Theil, dunkelblau. Diese Unterschiede in der Färbung habe ich in allen kolorirten Figuren so getreu als möglich wiederzugeben versucht.

Frisch im Blute des Thieres untersucht erscheinen die Rhabdome farblos. Ihre Länge variirt sehr in derselben Retina. Die randständigen sind gewöhnlich kürzer, oft nur halb so lang als die mehr central liegenden. Dieser Unterschied stimmt im Allgemeinen mit der Länge der Zellen überein und ist auf GRENACHER's Fig. 15 (6) sehr gut zu erkennen[1]. Die Rhabdome können cylindrisch, abgeplattet oder mit drei mehr oder weniger hohen Längsleisten versehen sein. Das letztere Verhalten ist das häufigste und in diesem Falle erscheint der Querschnitt dreistrahlig.

In den vollkommeneren Augen (Platybunus, Phalangium), in denen der Glaskörper am stärksten entwickelt und sehr dick ist (vgl. GRENACHER's Fig. 15), sind die Rhabdome klein, kompakter und sehr zahlreich, während sie bei den Arten mit weniger entwickeltem, relativ dünnem Glaskörper (Leiobunum, Acantholophus Fig. 10 u. 11, Opilio, Oligolophus) sowohl relativ wie absolut größer und weit weniger zahlreich sind und vielmehr die Tendenz zeigen mittels Leisten sich seitlich auszubreiten. Diese Verhältnisse sind in Fig. 25 veranschaulicht, indem die mit stark entwickeltem Glaskörper versehenen Arten unten, die mit schwach entwickeltem Glaskörper oben angebracht sind.

---

[1] Auf meinen Fig. 10 u. 11, die genau nach den Präparaten gezeichnet sind, kommt dieser Unterschied zufälligerweise nicht zum Ausdruck, da ich bei ihrer Herstellung vor allen Dingen darauf ausging, die besten Präparate zu verwenden und desshalb auf die betreffende Thatsache nicht besonders achten konnte. Der erwähnte Unterschied ist nicht in allen Fällen vorhanden.

Bei allen Arten können wir einen distalen (*dist*, Fig. 1, 5, 6) von einem proximalen Abschnitt (*prox*, Fig. 1, 5, 6) unterscheiden.

Der distale Abschnitt differirt in seiner Gestalt und in seinem inneren Bau sehr auffällig von dem proximalen, weit größeren Abschnitt. Er beträgt gewöhnlich ein Drittel, bei Platybunus sogar nur ein Sechstel des ganzen Rhabdoms. Besonders charakteristisch ist für ihn die sehr unregelmäßige und wechselnde Gestalt und Struktur, welche er nicht nur bei den verschiedenen Species zeigt, sondern sogar bei der Retina eines und desselben Thieres erkennen lässt. Er ist in der That der am meisten der Variation unterworfene Theil des ganzen Rhabdoms.

Wie schon oben angeführt, lassen sich die von mir untersuchten Arten nach der Struktur des Rhabdoms in zwei natürliche Gruppen eintheilen, deren Angehörige ich jetzt zunächst charakterisiren und beschreiben werde.

A. Die Leiobunumgruppe.

Bei den Arten dieser Gruppe ist der proximale Abschnitt des Rhabdoms cylindrisch oder mehr oder weniger dreistrahlig. In derselben Retina zeigt er sich stets von sehr gleichmäßiger Gestalt. Da die peripheren Rhabdomere sich überall in der ganzen Länge mit Hämatoxylin dunkelblau färben, so können sie leicht selbst im distalen Abschnitt des Rhabdoms erkannt werden. Die Rhabdome bleiben normalerweise getrennt und treten nicht mit den benachbarten in Verbindung; nur hier und dort findet man bei allen Arten ein oder zwei Paare mit einander vereinigt.

Leiobunum rotundum Latr.

Diese Species ist zum Studium bei Weitem am besten geeignet, weil die beiden Arten von Rhabdomeren in besonders deutlicher Ausbildung vorhanden sind und sich sehr leicht in allen Regionen unterscheiden lassen. Es ist mir desshalb besonders bei dieser Art möglich gewesen, einen tieferen Einblick in den Bau zu gewinnen und damit einen Schlüssel zum Verständnis der weniger günstigen Formen zu erhalten. Die Schnittserie Fig. 1 *F* bis 1 *M* stellt ein typisches Rhabdom dar.

Der proximale Abschnitt des Rhabdoms (Fig. 1 *F* bis 1 *I*) ist mit drei hohen Längsleisten versehen, so dass er im Querschnitt deutlich dreistrahlig erscheint. Die Strahlen (oder Leisten) sind am höchsten nahe dem proximalen Ende (Fig. 1 *G*) und werden nach dem distalen Abschnitt zu niedriger (Fig. 1 *I*). Sie sind hauptsächlich von den peripheren Rhabdomeren gebildet, und nur ein kleiner Theil von jedem kann auch vom centralen Rhabdomer herrühren (Fig. 1 *G*).

Das centrale Rhabdomer ist durch die ganze Länge des Rhabdoms gut entwickelt. Nahe an seinem proximalen Ende ist es ungefähr einem der peripheren Rhabdomere an Größe gleich (Fig. 1 *G*), wird in der Mitte am dünnsten (Fig. 1) und nimmt dann gegen das distale Ende (Fig. 1 *K* bis 1 *M*) wieder an Umfang zu. Hierdurch unterscheidet es sich von den peripheren Rhabdomeren, welche proximal am dicksten, distal dagegen am dünnsten sind (Fig. 1).

Der distale Abschnitt (Fig. 1 *K* bis 1 *M*), welcher gewöhnlich seitlich komprimirt ist, verdankt seinen Unterschied im Bau hauptsächlich dem zunehmenden Umfang des centralen Rhabdomers unter entsprechender Abnahme der drei peripheren Rhabdomere. Dabei verschwinden einige der Leisten, welche von den letzteren gebildet werden. Diese Veränderung beginnt an der Grenze zwischen dem distalen und dem proximalen Abschnitt.

Ein sehr häufiger Fall ist in den Schnitten Fig. 1 *I* bis 1 *M* dargestellt. Hier drängen sich zwei von den peripheren Rhabdomeren (p^2 und p^3) in die Substanz des centralen Rhabdomers ein, bis sie sich treffen und vereinigen (Fig. 1 *I*). Zu gleicher Zeit nehmen die zwei Strahlen, welche sie bildeten, an Höhe ab und verschwinden schließlich (Fig. 1 *M*). Jener Theil des centralen Rhabdomers, welcher zwischen den zwei peripheren Rhabdomeren (p^2, p^3) lag, wächst in den angrenzenden Plasmastrang (c^1 Fig. 1 *K*) der Centralzelle vor und bildet einen neuen Strahl, der natürlich auf demselben Schnitt nicht länger in Berührung mit dem anderen Theil des centralen Rhabdomers sein kann. Hierdurch wird das centrale Rhabdomer an seinem distalen Ende gespalten, und der Spalt wird durch zwei periphere Rhabdomere ausgefüllt. Dadurch erhält der Querschnitt (Fig. 1 *M*) des Rhabdoms ein gebändertes Aussehen, indem ein dunkelblauer mit einem hellblauen Theil alternirt.

Wie schon bemerkt, ist der distale Abschnitt sehr der Variation unterworfen. So begegnet man Modifikationen des oben beschriebenen Baues immer bei einer kleineren oder größeren Anzahl von Rhabdomen. Dieselben können auf eine der folgenden Weisen zu Stande kommen:

Erstens, das centrale Rhabdomer kann in einen oder auch in die beiden anderen Plasmastränge (c^2 und c^3) der centralen Zelle eindringen und so neue Strahlen bilden, wodurch auf dem Querschnitt (Fig. 2) die Gestalt kreuzförmig und nicht nur seitlich komprimirt erscheint. Würden diese neuen Strahlen (c^{II} und c^{III}) des centralen Rhabdomers auftreten, bevor diejenigen der peripheren (p^{II} und p^{III}) verschwunden sind, wie es oft in dem Übergangstheil des Rhabdoms vorkommt, so würde der Querschnitt durch diese Region vier-, fünf- oder sechsstrahlig erscheinen (Fig. 3).

Zweitens, das dritte periphere Rhabdomer (p^1) kann genau in derselben Weise, wie die beiden anderen (p^2 und p^3), in das centrale Rhabdomer eindringen, so weit, dass alle drei sich in der Achse des Rhabdoms treffen und vereinigen (Fig. 4). Das centrale Rhabdomer erscheint alsdann an seinem distalen Ende in drei Stücke gespalten, und da es aus seiner axialen Lage verdrängt wird, wächst es oft in die drei Plasmastränge der centralen Zelle hinein. Auf dem Querschnitt kann ein so gebautes Rhabdom in diesem Ende genau die dreistrahlige Gestalt (Fig. 4) zeigen, wie im proximalen Abschnitt; aber die Rhabdomere der centralen und peripheren Zellen haben gewissermaßen ihre Rolle vertauscht, indem die Strahlen am distalen Ende vom centralen Rhabdomer gebildet sind und mit jenen des proximalen Abschnittes alterniren, wie ein Vergleich von Fig. 4 und Fig. 1 *G* deutlich zeigt.

Diese drei Formen können dazu dienen, den Weg zu zeigen, wie das distale Ende des Rhabdoms modificirt ist. Auch andere Unregelmäßigkeiten, denen man noch begegnet, lassen sich leicht als kleine Abweichungen oder Kombinationen von einer der schon beschriebenen Formen auffassen.

Obgleich die Rhabdome normal ganz getrennt sind, so kommt es doch hin und wieder vor, dass zwei benachbarte durch eine Brücke von Rhabdomsubstanz verbunden sind. Diese Verbindung ist fast stets auf den distalen Abschnitt beschränkt und entsteht durch das Zusammentreffen und Verschmelzen zweier Strahlen (Leisten), die natürlich dem centralen Rhabdomer angehören, da ja die der peripheren Rhabdomere in diesem Abschnitt sehr an Größe reducirt sind. Ich habe in derselben Retina niemals mehr als fünf Paare von Rhabdomen gefunden, welche in dieser Weise vereinigt waren. Im proximalen Abschnitt sind solche Verbindungen viel seltener, und nur zweimal konnte ich einen derartigen Fall beobachten. In dem einen Fall wurde die Verbindung durch centrale, im anderen durch periphere Rhabdomere hergestellt.

Zuweilen findet man Retinulae mit einer überzähligen peripheren Zelle, so dass sie aus einer centralen und vier peripheren

Zellen bestehen. Dieses Vorkommnis ließ sich in ein und derselben Retina selten an mehr als zwei oder drei Retinulae nachweisen.

Ich habe schon betont, wie leicht sich das centrale und die peripheren Rhabdomere bei dieser Species von einander unterscheiden lassen. Die Grenzlinie zwischen einer hell und dunkel gefärbten Partie des Rhabdoms ist scharf und deutlich, und oft, besonders im proximalen Abschnitt, durch eine noch dunklere Färbung als sie die peripheren Rhabdomere annehmen, ausgezeichnet. Sie stimmt in Bezug auf ihre Lage stets genau überein mit einer der Grenzen zwischen der centralen und den peripheren Zellen und erscheint als direkte Fortsetzung dieser Zellgrenze in das Rhabdom hinein. Dass dieses wirklich der Fall ist, lehrt ein Vergleich von zwei auf einander folgenden Schnitten (wie Fig. 1 *E* und 1 *F*), von denen der eine kein Rhabdom enthält, während der andere durch sein äußerstes proximales Ende geht. Hier ist es völlig klar, dass die Grenzen zwischen den hell und dunkel gefärbten Theilen des Rhabdoms zusammenfallen mit denen zwischen der centralen Zelle und den peripheren Zellen. Und wenn man weiter bedenkt, dass jene Fläche der Plasmastränge der Centralzelle, die dem Rhabdom anliegt, stets und in allen Regionen genau einer freien seitlichen Grenzfläche des hell gefärbten Theiles des letzteren entspricht, so kann kein Zweifel darüber obwalten, dass die hell und dunkel gefärbten Theile des Rhabdoms von Leiobunum identisch sind mit den Rhabdomeren der centralen, bezw. peripheren Zellen.

Ich habe noch eines anderen Unterschiedes zwischen den Rhabdomeren zu gedenken, welcher sich in solchen Präparaten findet, die bei 45° C. in einer gesättigten alkoholischen Pikrinsäurelösung gehärtet sind (siehe p. 4). Ein Theil des Augenpigmentes wird durch die warme Flüssigkeit gelöst und färbt das ganze centrale Rhabdomer tief braun oder fast schwarz, während die peripheren Rhabdomere fast farblos bleiben oder doch nur hell braun werden.

Phalangium opilio L. und P. brevicorne C. K.

schließen sich in Betreff des Baues ihrer Rhabdome ganz an Leiobunum an. Die Rhabdome sind aber nicht mit so hohen Leisten versehen wie bei letzterer Art. Sie sind mehr dreiseitig und kompakter, ein Umstand, der Hand in Hand geht mit ihrer geringeren Größe und größeren Zahl. Von den beiden in Fig. 25 (*Phal. op.* und *Phal. brev.*) abgebildeten Formen ist die dreiseitige die gewöhnlichste, beide Formen finden sich aber nicht zu gleicher Zeit in derselben Retina. Der distale Abschnitt ist ganz ähnlich gestaltet wie bei Leiobunum und zeigt dasselbe Anwachsen des centralen Rhabdomers und entsprechend dieselbe Abnahme der peripheren Rhabdomere, indem die letzteren tief in die Substanz des centralen Rhabdomers eindringen. Die Modifikation, welche Fig. 8 zeigt, ist die häufigste und ähnelt ganz der dritten, welche ich für Leiobunum beschrieben habe (Fig. 4).

Platybunus triangularis Herbst.

Hier sind die Rhabdome manchmal etwas dreiseitig, gewöhnlich indessen völlig cylindrisch (Fig. 25, *Plat. trian.*), und der distale Abschnitt ist sehr kurz, indem er weniger als den sechsten Theil des ganzen Rhabdoms ausmacht. Das centrale Rhabdomer erscheint fast ganz unterdrückt und ist gewöhnlich nur am distalen Ende sichtbar, wo es in die Plasmastränge der centralen Zelle auswächst, wodurch dieses Ende etwas dicker erscheint und sich von dem übrigen Theil des cylindrischen Rhabdoms unterscheidet. Der Bau dieses distalen Abschnittes lässt sich ableiten von dem Bau, welchen Fig. 4 von Leiobunum zeigt, wenn wir annehmen, dass hier das centrale Rhabdomer und die centrale Zelle sehr klein geworden sind, ohne aber ganz zu verschwinden. Die Plasmastränge der centralen Zelle sind sehr fein und werden an ihrem äußeren Ende nicht verdickt. Das das Rhabdom umhüllende Protoplasma gehört somit auch im distalen Abschnitt fast ausschließlich den peripheren Zellen an, wodurch sich diese Species von allen übrigen unterscheidet.

B. Die Acantholophusgruppe.

Das charakteristischste Merkmal dieser Gruppe besteht darin, dass der distale Abschnitt des Rhabdoms mit allen oder den meisten der benachbarten Rhabdome durch Brücken von Rhabdomsubstanz verbunden ist, so dass ein unregelmäßiges Netzwerk auf der ganzen distalen Fläche der Retina entsteht. Der distale Abschnitt setzt sich aus dem centralen und den peripheren Rhabdomeren zusammen, doch färben sich die letzteren in diesem Abschnitt hellblau wie das erstere, wesshalb eine scharfe Unterscheidung der beiden Arten von einander nicht möglich ist. Das Protoplasma sammt Pigment, welches dieses Ende umhüllt, gehört fast ganz der centralen Zelle an.

Den proximalen Abschnitt (*prox* Fig. 5 u. 6) des Rhabdoms bilden fast ausschließlich die sich dunkelblau färbenden peripheren Rhabdomere, da das centrale Rhabdomer hier nur sehr klein ist. Die Vielgestaltigkeit dieses Abschnittes ist charakteristisch (Fig. 25), indem man in derselben Retina sowohl die dreistrahlige, als auch die platte Form stets finden kann, wenn auch das Verhältnis, in welchem beide Formen vorkommen, bei verschiedenen Individuen derselben Species in weiten

Grenzen variirt. Wenn auch beide Formen in jedem Theil der Retina zu treffen sind, so findet man doch die abgeplatteten zum größten Theil in der vorderen lateralen Region des Auges, die dreistrahligen dagegen am häufigsten in der gegenüberliegenden medialen hinteren Region. Ferner sind die meisten der abgeplatteten Rhabdome so gestellt, dass ihre breiten Flächen parallel mit der Transversalebene des Körpers liegen (Fig. 12). Daher zeigen Schnitte, die rechtwinkelig zu dieser Ebene geführt sind, von den Rhabdomen in der vorderen Region nur die schmalen Kanten derselben (Fig. 10).

Opilio parietinus de Geer

besitzt größere Rhabdome als irgend eine von den anderen von mir untersuchten Arten (Fig. 25, *Op. par.*). Die Fig. 5 *A* bis 5 *H* stellen Querschnitte durch verschiedene Regionen derselben vier Retinulae dar und können zur Erläuterung der charakteristischsten Eigenschaften dienen.

Der proximale Abschnitt (Fig. 5 *C* bis 5 *E*) ist dimorph, bezw. trimorph. Er erscheint abgeplattet, von oblongem Querschnitt (*ret. 1* in Fig. 5 *C*), oder er zeigt drei Längsleisten und erscheint dann im Querschnitt dreistrahlig (*ret. 2*); endlich können auch nur zwei Leisten vorhanden sein, so dass dann der Querschnitt zweistrahlig erscheint (*ret. 3* in Fig. 5 *E*). Die letztere Form leitet sich von der dreistrahligen durch Reduktion eines Strahles ab, kommt aber im Ganzen seltener vor. Schließlich kann dasselbe Rhabdom in verschiedenen Regionen des proximalen Abschnittes verschieden geformte Querschnitte zeigen; so z. B. ist das der Retinula 1 proximalwärts abgeplattet (Fig. 5 *C*), in der Mitte dreistrahlig (Fig. 5 *D*) und distalwärts wieder abgeplattet (Fig. 5 *E*).

Diese verschiedenen Formen sind in der Retina nicht in gleicher Zahl vorhanden, vielmehr schwankt dieselbe sehr. Bei einigen Augen sind bei Weitem die meisten Rhabdome abgeplattet und nur wenige dreistrahlige werden im hinteren medialen Theil der Retina gefunden. Bei anderen Augen wieder ist das Gegentheil der Fall, indem die dreistrahlige Form stark überwiegt und die abgeplatteten nur in kleiner Anzahl im vorderen lateralen Theil zu finden sind. Ferner können beide Formen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden sein und mehr oder weniger durch einander gemischt liegen oder das Vorkommen der abgeplatteten Formen beschränkt sich auf den vorderen lateralen Theil, und das der dreistrahligen auf die hintere mediane Region der Retina (Fig. 12).

Die Dicke der Rhabdome im proximalen Abschnitt ist überall fast dieselbe, und niemals sind sie in der Mitte, wie bei den anderen Species dieser Gruppe, eingeschnürt.

Sehr selten trifft man in diesem Abschnitt eine Verbindung zwischen benachbarten Rhabdomen. In einem ganz besonderen Ausnahmefall allerdings war ungefähr die Hälfte aller Rhabdome in der Retina zu Gruppen vereinigt; dieses ist indessen ganz abnormal. In allen Fällen wurde die Verbindung durch die peripheren, niemals durch das centrale Rhabdomer hergestellt.

Der distale Abschnitt des Rhabdoms färbt sich ganz hellblau, ist völlig unregelmäßig gestaltet und steht mit den anliegenden Rhabdomen mittels Brücken von Rhabdomsubstanz, die sowohl von der centralen als auch von den peripheren Zellen erzeugt wird, in Verbindung. Um einige Beispiele anzuführen, so kann die Bildung der Brücke durch zwei centrale Zellen veranlasst worden sein, und dann sind die beiden Rhabdome durch ihre centralen Rhabdomere verbunden. Im anderen Falle wird die Brücke durch zwei periphere Zellen erzeugt, und dann erfolgt die Verbindung durch periphere Rhabdomere (z. B. zwischen *ret. 2* und *3*, vgl. Fig. 5 *E* und 5 *F*). Endlich kann das centrale Rhabdomer eines Rhabdoms vereinigt sein mit einem peripheren eines anderen, wie es am häufigsten zu finden ist (z. B. zwischen *ret. 1* und *2* sowie *2* und *4*, vgl. Fig. 5 *E* und 5 *F*). Auf diese Weise entsteht ein unregelmäßiges Netzwerk von Rhabdomsubstanz, an deren Bildung alle Rhabdome in der Retina Antheil nehmen.

Die Zusammensetzung des Rhabdoms aus centralem und peripheren Rhabdomeren und die Lagenbeziehung derselben zu einander sind keineswegs so klar wie bei Leiobunum. Der proximale Abschnitt färbt sich zum größten Theil dunkelblau und scheint fast ganz aus peripheren Rhabdomeren zu bestehen. Indessen bemerkt man gewöhnlich bei sorgfältiger Prüfung auf Querschnitten (Fig. 5 *C* bis 5 *E*) einige wenige schmale hellblaue Querstreifen, welche von der anliegenden Fläche eines Plasmastranges der Centralzelle ausgehen und stets genau mit derselben in der Breite übereinstimmen. Von diesen hellblauen Streifen sind niemals mehr als drei vorhanden. Sie können sich quer durch das Rhabdom erstrecken und mit zwei gegenüberliegenden Strängen der centralen Zelle in Verbindung treten, oder sie reichen nur halb so weit, nur bis zur Mittellinie (*ml* Fig. 5 *C*). Schnitte durch das äußerste proximale Ende (Fig. 5 *B*) zeigen, dass das centrale Rhabdomer wirklich vorhanden ist und sich hellblau färbt.

Erinnern wir uns nun an die Verhältnisse bei Leiobunum, wie sie besonders an solchen Schnitten (wie Fig. 1 *M* und Fig. 4) dargestellt sind, wo das centrale Rhabdomer durch die sich eindrängenden peripheren Rhabdomere in zwei oder drei getrennte Stücke gespalten ist, wodurch die peripheren in direkte Berührung mit einander treten, und denken wir ferner daran, dass die Breite des centralen Rhabdomers bei Leiobunum stets genau mit der anliegenden Fläche der Centralzelle übereinstimmt — so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die schmalen Streifen von hellblauer Substanz bei Opilio nichts Anderes vorstellen als den Rest des stark reducirten centralen Rhabdomers.

Dies wird ferner auch dadurch bewiesen, dass bei Präparaten, die mit warmer gesättigter alkoholischer Pikrinsäurelösung behandelt worden sind, die abgeplatteten Rhabdome im Querschnitt drei schmale Streifen (*cr* Fig. 14 *B*) zeigen, welche mit jenen oben erwähnten hellblauen genau in der Lage übereinstimmen und durch das gelöste Pigment dunkelbraun oder schwarz gefärbt sind. Letztere Eigenthümlichkeit erkannten wir schon als eines der Kennzeichen für das centrale Rhabdomer bei Leiobunum.

Im distalen Abschnitt (bei Opilio) ist es ganz unmöglich, in Folge der ganz gleichmäßigen Färbung, die relative Größe der beiden Arten von Rhabdomeren zu bestimmen. Dass aber beide sicher vorhanden sind, lehrt die Bildung der Brücken, wie oben gezeigt wurde. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird der größte Theil des distalen Abschnittes vom centralen Rhabdomer gebildet, wie wir vielleicht aus der sehr starken Entwicklung der Centralzelle in diesem Abschnitt schließen dürfen (vgl. *ret.4* in Fig. 5 *G* und 5 *H*, wo zwei von den sehr reducirten peripheren Zellen sogar nicht mehr in Berührung mit dem Rhabdom stehen).

Acantholophus hispidus Herbst.

Bei dieser Art treffen wir wieder einen Bau, der dem von Opilio beschriebenen sehr ähnlich ist und nur in wenigen Punkten, die hier erwähnt zu werden verdienen, davon abweicht.

Eine neue Erscheinung bei dieser und den folgenden Arten ist die kegelförmige Gestalt des Rhabdoms, welche durch die allmähliche Verjüngung des proximalen Abschnittes gegen seine distale Region zu entsteht (Fig. 11). Diese letztere Region (Fig. 6 *E*), d. h. also jene, welche der Grenze zwischen dem proximalen und dem distalen Abschnitt nahe liegt, ist der dünnste Theil des ganzen Rhabdoms. Allerdings kommen beträchtliche Abweichungen vor, indem sie manchmal äußerst dünn (Fig. 7), manchmal (im Durchmesser) mehr als halb so groß als das proximale Ende ist (Fig. 6 *E*).

Der proximale Abschnitt kann jede der oben für Opilio beschriebenen Gestalten besitzen. Außer der dreistrahligen (Fig. 16) kommt durch Zurücktreten der Leisten eine sich oft findende dreiseitige Form zu Stande (Fig. 6 *C*) (vgl. Fig. 25, *Acan. hisp.*). Wenn beide in demselben Auge zusammen vorkommen, so ist die letztere Form immer im hinteren Theil der Retina zu finden, während die dreistrahlige sowie die abgeplattete Form vorzugsweise dem vorderen Theil zukommen. Das centrale Rhabdomer ist ziemlich gut entwickelt am äußersten proximalen Ende, wo es leicht auf Querschnitten (Fig. 6 *B* und 6 *C*; *cr* Fig. 16, 17 und 18) erkannt werden kann. Nach der Mitte zu nimmt es an Größe sehr rasch ab, bis es zuletzt ganz verschwindet. In derselben Region kommen die äußerst feinen Plasmastränge der centralen Zelle in einiger Entfernung vom Rhabdom zu liegen (Fig. 6 *D* und 6 *E*), das hier natürlich ganz aus den peripheren Rhabdomeren besteht. Die peripheren Rhabdomere färben sich nicht überall dunkelblau in ihrem proximalen Abschnitt, sondern ein Theil (q^1. q^2, q^3 Fig. 6 *B*) im Centrum eines jeden Strahles erscheint gewöhnlich hellblau, fast wie das centrale Rhabdomer, ein Umstand, welcher zuerst bei der genauen Bestimmung der Grenzen des letzteren etwas Schwierigkeit bereitet. Indessen eine Vergleichung solcher Präparate (Fig. 6 *B*) mit anderen, welche mit gesättigter warmer alkoholischer Pikrinsäurelösung (Fig. 16) behandelt sind, lässt leicht erkennen, dass nur jene hellblauen Streifen zum centralen Rhabdomer gehören, die den Strängen der centralen Zelle anliegen, während die anderen (q^1, q^2, q^3 Fig. 6 *B*) mit der feinen Mittellinie den peripheren Rhabdomeren zuzurechnen sind. Diese Verhältnisse werden später in dem Kapitel über die feinere Histologie des Rhabdoms genauer erörtert werden.

Oligolophus palpinalis Herbst

schließt sich hinsichtlich des Baues seiner Rhabdome an Acantholophus eng an (vgl. Fig. 25, *Olig. palp.*). Das centrale Rhabdomer erscheint sogar noch mehr durch die peripheren im proximalen Abschnitt verdrängt, wo kaum eine Spur von ihm zu entdecken ist. In der hinteren Region der Retina sind die Rhabdome dreiseitig oder mehr oder weniger abgerundet, so dass der proximale Abschnitt hier eine konische Gestalt erhalten kann.

Oligolophus tridens C. K.

Bei dieser Art treffen wir wieder ganz dieselben Verhältnisse wie bei Opilio parietinus, nur mit dem Unterschiede, dass die Rhabdome kegelförmig sind (vgl. Fig. 25, *Olig. trid.*). Bei einigen Individuen ist das Netzwerk von Rhabdomsubstanz nicht so vollkommen ausgebildet, wie bei den drei vorigen Arten, indem eine kleine Anzahl von Rhabdomen getrennt bleiben kann.

Aus den vorhergehenden Beschreibungen lässt sich unter Anderen folgender Schluss ziehen: Das Rhabdom besteht bei allen Species aus zwei chemisch verschieden beschaffenen Theilen. Zu dem einen gehört das ganze centrale Rhabdomer und, bei der Acantholophusgruppe, auch der distale Abschnitt der peripheren Rhabdomere, während der andere Theil bei der Leiobunumgruppe von den ganzen peripheren Rhabdomeren, bei der Acantholophusgruppe aber nur von ihrem proximalen Abschnitt gebildet wird.

Ferner ist der sich dunkelblau färbende Theil stets stark entwickelt und bildet den bei Weitem größeren Theil des proximalen Abschnittes des Rhabdoms. Dagegen variirt der sich hellblau färbende Theil des Rhabdoms sowohl in der Form wie in der Masse sehr, und er kann sogar stark reducirt sein (Platybunus). Er ist stets am stärksten entwickelt in dem distalen Abschnitt des Rhabdoms.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch auf eine bemerkenswerthe Analogie der Phalangidenaugen mit den Augen der Cephalopoden hinweisen, welche die auffallende Verbindung der Rhabdome zu einem unregelmäßigen Netzwerk betrifft, wie sie in der Acantholophusgruppe vorhanden ist. Diese letztere Erscheinung steht im Bereiche der Arthropoden, so weit bekannt, ganz vereinzelt da. Dagegen findet sich merkwürdigerweise bei den Cephalopoden eine ähnliche Erscheinung, wie von Grenacher (8) nachgewiesen wurde. Bei Octopus, Eledone und Sepia verschmelzen nämlich die gewöhnlich aus vier Rhabdomeren gebildeten Rhabdome in der Weise mit einander, dass in verschiedenen Regionen der Retina ein unregelmäßiges Netzwerk von Rhabdomsubstanz zu Stande kommt, in dessen Maschen noch Protoplasma der zugehörigen Zellen liegt.

Von einer anderen merkwürdigen Analogie dieser Cephalopodenaugen mit den Spinnenaugen wird weiter unten noch die Rede sein.

4. Feinere Struktur des Rhabdoms.

Wenn wir einen Querschnitt durch einen der abgeplatteten Rhabdome (z. B. Fig. 14 *A*) von Opilio parietinus genauer prüfen und ihn mit einem ähnlichen Rhabdom, das man von der schmalen Seite sieht (Fig. 15), vergleichen, so sehen wir, dass es aus parallelen Längsschichten, in diesem Falle aus sechs, aufgebaut ist. Diese Schichten sind ihrerseits wieder dadurch, dass sie von feinen Linien oder Lamellen (*ql*) quer durchzogen werden, in Maschen oder Kästchen getheilt. Die äußersten Schichten stehen an dem Seitenrande des Rhabdoms in kontinuirlicher Verbindung mit einander und können desshalb auch als eine einzige Schicht, welche die inneren Lagen umgiebt, angesehen werden. Die vier inneren Schichten verhalten sich in ganz gleicher Weise, d. h. sie gehen ebenfalls an den Seitenrändern in einander über. Ein so gebautes Rhabdom (Fig. 14 *A*) kann als eine Röhre mit einer dreischichtigen Wandung betrachtet werden, die seitlich so stark zusammengedrückt ist, dass ihr Lumen verschwindet[1]. Dieser Vergleich passt dadurch noch besser, dass oft in Folge des Einwirkens der Konservirungsflüssigkeiten ein künstlicher Spalt (*sp* Fig. 14 *A*) gebildet wird, welcher die Wände der zusammengedrückten Röhre trennt. Die einzige Zwischenlamelle, in der dieser Spalt auftritt, und der das verschwundene Lumen der Röhre repräsentirt, werde ich die Mittellamelle oder Mittellinie (*ml*) nennen, zum Unterschiede von den Seitenlamellen oder Seitenlinien (*sl*) zwischen den drei Schichten, welche die Wandung der vermeintlichen Röhre bilden[2].

Wenn wir uns vorstellen, dass eine der abgeplatteten Wände nach außen hin eine Längsfaltung erführe (etwa bei x Fig. 14 *A*), so würden wir eine dreistrahlige Figur erhalten, welche genau in ihrem Baue mit einem dreistrahligen Rhabdom übereinstimmt. Man kann desshalb das letztere betrachten als eine Röhre, welche eine dreischichtige Wand hat und welche seitlich von drei verschiedenen Stellen her so weit zusammengedrückt wurde bis ihr Lumen verschwand (vgl. Fig. 19, Leiobunum). Den Übergang der einen Form in die andere kann man leicht bei einem und demselben Rhabdom von Opilio parietinus verfolgen (z. B. bei solchen wie das von *ret.1* in Fig. 5 *C* und 5 *D*).

Einen sehr ähnlichen Bau findet man bei allen anderen Species. Die wichtigsten Abweichungen betreffen die Zahl der die Wandung der »Röhre« bildenden Schichten. Gewöhnlich sind es drei wie bei Opilio. Bei Leiobunum konnte ich hingegen nur zwei finden, die aber sehr klar und deutlich waren (Fig. 19); nur zuweilen war hier und dort eine dritte sichtbar. Auch bei den Formen, wo man für gewöhnlich drei

---

[1] Dieser Vergleich dient lediglich zur Erleichterung der Beschreibung. Es soll keineswegs damit gemeint sein, dass das Rhabdom etwa einmal in seiner Entwicklung eine wirkliche Röhre darstellte.

[2] Es dürfte nicht überflüssig sein zu erwähnen, dass in allen kolorirten Figuren nur die Mittellinie eingezeichnet ist. Im distalen Abschnitt bei der Acantholophusgruppe tritt sie weit weniger hervor als im proximalen Abschnitt des Rhabdoms (Fig. 5 *F* bis 5 *H*).

Schichten trifft, scheinen stellenweise nur zwei vorhanden zu sein (z. B. bei Acantholophus). In allen Fällen, wo neue Leisten (Strahlen) in einer Region des Rhabdoms gebildet werden, z. B. im distalen Abschnitt bei Leiobunum, heben sie sich durch eine einfache Faltung der zwei- resp. dreischichtigen Wandung der vermeintlichen Röhre, gerade so wie bei Opilio parietinus, ab.

Abgesehen von der Bildung von vier bis sechs Längsschichten, sind die kleinen Kästchen auch noch in Querschichten angeordnet, die durch Zwischenlamellen von einander getrennt sind. Diese Lamellen, die ich als Querlamellen oder Querlinien (*ql* Fig. 15) bezeichne, sind viel zahlreicher aber weniger deutlich als die zwischen den Längsschichten liegenden Mittel- und Seitenlamellen (*ml*, *sl* Fig. 15). Von der Seite gesehen scheint sonach das Rhabdom aus einer Anzahl von über einander gelegenen Platten von der Dicke eines Kästchens aufgebaut zu sein (Fig. 15). Die Querstreifung des Rhabdoms, die schon PATTEN gesehen hat, beruht auf den zwischen den Platten befindlichen Querlamellen (*ql* Fig. 15).

Es muss besonders betont werden, dass, wenigstens im proximalen Abschnitt des Rhabdoms, die Grenzlinien zwischen den kleinen Kästchen durch die zwei- resp. dreischichtige Wand der »Röhre« in ganz geraden Linien von der äußeren Oberfläche bis zur Mittellamelle (*ml*) fortlaufend zu verfolgen sind (Fig. 15, 16, 17 u. 19). Weiter scheinen sie kontinuirlich in die Grenzlinien der gegenüberliegenden Wandung zu verlaufen (Fig. 15, 16, 17 u. 19), doch findet man zuweilen auch, dass sie mit jenen alterniren.

Nach dem Mitgetheilten kann, meiner Ansicht nach, kein Zweifel sein, dass die kleinen Maschen in Wirklichkeit sechsseitige Kästchen sind, und dass das Rhabdom mithin eine wabenartige Struktur besitzt. Ob diese »Waben«, wie mir nicht unwahrscheinlich ist, eine Flüssigkeit enthalten, und somit vacuolenartig sind, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen. Die Wände der Waben stellen wirkliche Lamellen dar, die sich tief färben und oft von beträchtlicher Stärke sind, was besonders bei der Mittellamelle der Fall ist. Die Waben oder Kästchen treten in allen Theilen des Rhabdoms hervor, sowohl in dem centralen wie in den peripheren Rhabdomeren, wie es die instruktive Fig. 19 von Leiobunum zeigt. Bei dem verschiedenartigen chemischen Verhalten der Rhabdomere ist dies jedenfalls bemerkenswerth.

Die Anordnung der Waben im distalen Abschnitt des Rhabdoms bei der Acantholophusgruppe ist sehr schwer zu erkennen und scheint weniger regelmäßig zu sein. Die Zahl der Längsschichten kann an sehr dicken Stellen jene im proximalen Abschnitt übertreffen.

Ich habe schon gelegentlich erwähnt (p. 22), dass bei verschiedenen Arten (z. B. Phalangium, Acantholophus) das Verständnis des Baues durch die Art und Weise, wie sich die peripheren Rhabdomere färben, erschwert wird. Auf diesen Punkt muss ich hier zurückkommen, denn die Wabenstruktur des Rhabdoms wird auch durch dieselbe Färbungsweise theilweise unkenntlich gemacht[1]. Wenn man einen solchen Schnitt von Acantholophus (Fig. 18) mit einem anderen vergleicht, in dem nur das centrale Rhabdomer durch gelöstes Pigment gefärbt ist (Fig. 16), so sieht man, dass bei dem ersteren die mittlere von den drei Schichten, welche die Wand der Röhre bilden, in den peripheren Rhabdomeren so dunkel gefärbt ist, dass ihre Wabenstruktur verwischt ist. Die äußeren und inneren Schichten dagegen sind fast ungefärbt geblieben, wie das centrale Rhabdomer. In anderen Rhabdomen derselben Retina kann die äußere Schicht ebenfalls tief gefärbt sein, und nur die innere Schicht kann hell bleiben (q^1, q^2, q^3 Fig. 6 *B* u. 6 *C*).

5. Struktur des Protoplasmas in den Retinazellen.

Der größte Theil der Zelle ist mit Pigmentkörnern so dicht gefüllt, dass es durchaus nothwendig ist, dieselben zu entfernen, um eine Vorstellung von der feineren Struktur in der pigmentirten Region zu erhalten.

Das Protoplasma zeigt im optischen Schnitte einen ausgeprägten wabigen Bau von hell sich färbender Substanz, den ich in den Fig. 1—8 und 13 wiederzugeben versucht habe. Die Maschen des Wabenwerkes sind, besonders in der distalen, am dichtesten pigmentirten Region der Zelle, ziemlich, wenn nicht ganz gleichmäßig groß und gewöhnlich fünf- bis sechsseitig. In den Knotenpunkten des Netzwerkes, in welchen in der Regel drei, seltener vier, Seiten zusammentreffen, sammeln sich sehr häufig färbbare Substanzen an, und zwar oft in beträchtlicher Menge. Die Knotenpunkte erscheinen dann viel dicker als die Seiten der Maschen. Solche Knotenpunkte, welche man besonders im proximalen Theil der Zelle (Fig. 1 *C*) trifft, geben dem Protoplasma bei minder genauer Betrachtung ein grobkörniges Aussehen. Bei eingehender Untersuchung bemerkt man jedoch, dass die Körner durch feine, sich leicht färbende Linien zu einem scheinbaren Netzwerke verbunden sind. Die Maschen oder Waben ordnen sich dort in einer Reihe an, wo sie mit einer festeren Wandung, z. B. dem Rhabdom oder der Zellwand, in Berührung kommen (Bütschli's Alveolarschicht; z. B. Fig. 1 *L*, 1 *M*, 4, 13 etc.).

---

[1] Diesem Übelstand kann dadurch abgeholfen werden, dass man die Konservirungsflüssigkeit warm anwendet. Vgl. oben p. 4.

Untersucht man die Retinazellen auf Längsschnitten, so zeigt sich gewöhnlich derselbe Bau. Nicht selten freilich kommt es vor, dass die Waben eine Tendenz zeigen, sich in Längsreihen anzuordnen. Einen solchen besonders ausgezeichneten Fall stellt z. B. Fig. 13 dar, wo die Waben mehr oder weniger länglich vierseitig sind, und die Zelle hierdurch ein längsstreifiges Aussehen bekommt.

Eine kleinere oder größere Anzahl Waben — je nach der betreffenden Region — enthält je ein sphärisches Pigmentkorn, das dieselbe Größe hat und sie anscheinend völlig ausfüllt. Eine solche Wabe kann natürlich, wenn man will, als ein ein Pigmentkorn enthaltender Knotenpunkt betrachtet werden.

Bekanntlich ist es sehr schwierig über die wahre Natur eines so gebauten Protoplasmas, wie ich es beschrieben habe, ins Klare zu kommen, ob es ein komplicirtes Netzwerk von feinen Fäden ist, oder ob es nur aus einer Menge von Bläschen oder Vacuolen besteht, die im optischen Schnitt nur das Vorhandensein eines Netzwerkes vortäuschen. Das letztere oder die Schaumstruktur, wie sie von Bütschli (3) beschrieben worden ist, scheint mir in unserem Falle die größte Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Sie erklärt am besten die allgemeinen Erscheinungen, welche ich oben beschrieben habe: die fünf- bis sechsseitigen Maschen, die verdickten Knotenpunkte, die Anordnung in Reihen längs der festeren Wände, etc. Für mich ist folgende Beobachtung maßgebend: wenn man eine der Maschen bei genauer Einstellung unter dem Mikroskop betrachtet und dann den Tubus etwas hebt und senkt, so treten an Stelle der einen beobachteten Masche sehr oft drei andere Maschen, die genau über, bezw. unter ihr liegen, so dass der gemeinsame Knotenpunkt der drei Maschen mit dem Centrum der ersteren zusammenfällt. Es lässt sich dieses am besten durch das Schema Fig. 20 klar machen, wo die in einer optischen Ebene liegenden Maschen durch dunkle Linien, die unmittelbar darunter liegenden durch helle dargestellt sind. Dieses Schema entspricht der Form einer Honigwabe, und zwar der Gegend, an welcher zwei Lagen von Zellen in Berührung stehen.

Zu Gunsten der Ansicht, dass das Protoplasma ein Netzwerk von feinen Fäden ist, könnte angeführt werden, dass alle oben erwähnten Erscheinungen durch die Gegenwart einer großen Anzahl von Pigmentkörnern hervorgerufen werden könnte, welche eben so groß wie die Höhlungen der Maschen sind. Indessen findet sich genau derselbe Bau in jenen Regionen der Zellen, welche wenig oder kein Pigment enthalten, wovon man sich leicht an Schnitten überzeugen kann, aus denen das Pigment nicht entfernt worden ist.

Wenn wir nun die Wabenstruktur des Protoplasmas mit der des

Rhabdoms in Vergleich ziehen, so finden wir eine auffällige Ähnlichkeit zwischen beiden. Ja die dem Rhabdom anliegende Alveolarschicht ist oft von der äußeren Kästchenschicht des Rhabdoms nur durch das starke Lichtbrechungsvermögen des letzteren zu unterscheiden. Es macht ganz den Eindruck als wenn die Kästchen des Rhabdoms erstarrte Protoplasmawaben wären. Erstere sind natürlich, im Gegensatz zu den Plasmawaben, nicht unter einander beweglich.

6. Pigment der Retinazellen.

Die distale Region der Zellen ist vollständig pigmentirt, die proximale dagegen ist mehr oder weniger von Pigment frei. In der Rhabdomregion ist dasselbe besonders stark vertreten, und, da es vor Allem die Plasmastränge der centralen Zelle erfüllt, so kann man diese gewöhnlich auf Schnitten, aus denen das Pigment noch nicht entfernt ist, als intensiv schwarze oder braune Flecken, die in den Rinnen des Rhabdoms liegen, erkennen.

Es ist völlig sicher, dass echte Pigmentzellen, die kein Rhabdomer tragen, ganz fehlen.

Wie Stefanowska (25) schon beobachtet hat, sind die Pigmentkörner in der proximalen Region der Retina oft in Längsreihen angeordnet. Jedenfalls hängt dieses mit einer reihenförmigen Anordnung der Protoplasmawaben in dieser Region zusammen (Fig. 13).

Im frischen Zustand geprüft erscheint das Pigment bei Phalangium dunkelbraun mit einem Stich ins Röthliche, sowohl im durchscheinenden wie auch im reflektirten Licht. Bei allen anderen Gattungen ist es schwarzbraun, fast schwarz im durchscheinenden, und dunkelbraun mit einem Stich ins Röthliche im reflektirten Licht.

Einige Versuche habe ich angestellt über den Einfluss, welcher von dem Licht, das in wechselnder Stärke in das Auge eintritt, auf die Pigmentwanderung ausgeübt wird. Es wurden Präparate mit einander verglichen, einmal von Individuen, die bei gewöhnlichem Tageslicht getödtet waren, und andererseits von solchen, die vor dem Abtödten in vollkommener Dunkelheit sieben Stunden oder länger geblieben waren. Die Fixirung wurde in beiden Fällen auf die gleiche Weise vorgenommen (alkoh. Pikrinsäure).

Während bei gewöhnlichem Tageslicht das Pigment bis zu den äußersten distalen Enden der Zellen reicht, so hatte sich dasselbe nach dem völligen Abschluss des Lichtes eine Strecke von dem distalen Ende zurückgezogen, und zwar in den peripheren Zellen weiter als in der centralen. In den peripheren Zellen wurde auf diese Weise eine Strecke von $^1/_2$ bis $^2/_3$ der Länge des Rhabdoms völlig frei von Pigment.

Bezüglich der centralen Zelle war das Verhalten bei den beiden Gruppen ein wenig abweichend:

Bei Opilio parietinus (als Vertreter der Acantholophusgruppe) zog sich das Pigment völlig bis zu etwa $^1/_3$ der Länge des Rhabdoms zurück, d. h. bis etwa zu dem Schnitt *5E* in Fig. 5. Der ganze distale Abschnitt des Rhabdoms (*dist* Fig. 5) hatte somit seinen Pigmentmantel verloren. Da nun, wie ich oben bereits gezeigt habe (p. 12), der größere Theil des Pigments in diesem Mantel der centralen Zelle angehört (vgl. Fig. 5 *G*, 5 *H* u. 6 *G*), so folgt daraus, dass bei der Acantholophusgruppe die centrale Zelle den wesentlichsten Einfluss auf die Regulirung des Lichtes ausübt, das zu dem Rhabdom gelangen soll. Erst wenn das Pigment sich eine Strecke von dem distalen Ende zurückgezogen hat (bis etwa Fig. 5 *F* u. 6 *F*), spielen auch die peripheren Zellen eine wichtige Rolle, indem sich nun ihr Pigment noch weiter zurückzieht als in der centralen Zelle.

Auch bei Phalangium opilio (als Vertreter der Leiobunumgruppe) zieht sich das Pigment der centralen Zelle in einigen Fällen auf $^1/_3$ der Länge des Rhabdoms zurück, in zahlreichen anderen Fällen dagegen nur weit weniger, ja oft gar nicht. Diese letztere Eigenthümlichkeit hat mich zu Zweifeln veranlasst, ob die centrale Zelle bei dieser Gruppe in allen Fällen innervirt wird, eine Frage, auf welche später zurückgekommen werden soll. Da an den distalen Enden die drei peripheren Zellen zusammen wenigstens denselben Umfang haben, wie die centrale Zelle (vgl. Fig. 1 *M* u. 8), und da ferner das Pigment bei den ersteren sich auf $^2/_3$ der Länge des Rhabdoms zurückzieht, so geht hieraus hervor, dass bei der Leiobunumgruppe die Hauptrolle hinsichtlich der Regulirung des Lichtes den peripheren Zellen zugeschrieben werden muss.

Bei beiden Gruppen wird das Zurückziehen des Pigments auf eine größere Strecke in den peripheren, als in der centralen Zelle, jedenfalls theilweise dadurch veranlasst, dass die letztere Zelle im Bereiche der Mitte des Rhabdoms sich häufig sehr beträchtlich verdünnt, während eine solche Verdünnung bei den peripheren Zellen überhaupt kaum eintritt (vgl. Fig. 6 *C*, 6 *D*, 5 *C*, 1 *H*).

Stefanowska (25), welche die Pigmentwanderung in den Augen von Phalangium opilio studirte, erwähnt nichts von den hier besprochenen Vorgängen.

7. Die Kerne der Retinazellen.

Die Kerne finden sich sämmtlich in der proximalen Hälfte der Retina (Fig. 10 u. 11). Sie enthalten ein oder zwei Nucleoli und sind je nach der Art sehr wechselnd in ihrer Gestalt, bald sphärisch (Platybunus), bald länglich-oval (Opilio), am häufigsten aber ist die Gestalt eine ovale. Zum Unterschied von den Kernen der centralen Zellen verursachen die der peripheren keine Anschwellung der Zellen. Bei Leiobunum (Fig. 1) liegen die Kerne der ersteren mehr proximal als die der peripheren Zellen derselben Retinula, und dieses scheint auch bei den anderen Arten der Fall zu sein. Außer den gewöhnlichen Kernen kann man in der am meisten proximal gelegenen Region der Retina immer eine geringe Anzahl kleiner, mehr rundlicher Kerne (k^1 Fig. 11) finden, die wahrscheinlich, so wenigstens in den meisten Fällen, centralen Zellen angehören, welche eine ungewöhnliche Länge erreicht haben. Freilich ist es sehr schwer, dies mit völliger Sicherheit nachzuweisen.

8. Phaosphaeren von Acantholophus und von den Skorpionen.

In den Retinulazellen von Acantholophus fallen nicht selten gewisse stark lichtbrechende Körper auf, die ohne Zweifel den ähnlichen Gebilden entsprechen, welche in den Augen der Skorpione vorkommen und unter dem Namen Phaosphaeren bekannt sind.

Die Gestalt und Größe dieser stärker lichtbrechenden Körper (*Ph* Fig. 13) bei Acantholophus ist sehr verschieden; bald sind sie rund, bald länglich-oval, und haben bald die Größe eines Nucleolus, bald die eines Kernes. Sie liegen ganz nahe beim Kern und meist auf dessen distaler Seite, doch findet man stets einige auch auf der proximalen Seite. Wenn Phaosphaeren vorhanden sind, so findet sich gewöhnlich nur eine, zuweilen auch zwei in einer Zelle (Fig. 13), doch trifft man stets eine Anzahl von Zellen, die keine einzige enthalten. Manchmal sind sie in beträchtlicher Zahl in der Retina vorhanden, das andere Mal nur sehr spärlich und noch häufiger finden sie sich überhaupt nicht. Unter 19 Individuen z. B. besaßen sie nur 8, und sie fehlten ganz bei den übrigen 11.

Jede Phaosphaere liegt anscheinend in einer Vacuole (*vc* Fig. 13), welche nicht ganz von ihr erfüllt wird, und in welcher sie durch feine radiäre Fasern[1] gehalten zu werden scheint. Beim ersten Anblick erscheinen die Phaosphaeren zwar homogen, mittels starker Vergrößerung lässt sich aber ein deutliches Netzwerk erkennen. Durch die matt graublaue Färbung mit Hämatoxylin unterscheiden sie sich sehr scharf von dem tiefen Blau der Kerne, mit welchen sie auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit haben, außer zuweilen in der Größe.

---

[1] Diese Fasern stellen möglicherweise nur die Wände zwischen Waben dar. Diese Waben würden aber ganz verschieden von den gewöhnlichen Protoplasmawaben sein.

In der Ordnung der Skorpione wurden die fraglichen Körper zuerst von Grenacher (7) bei Buthus, Ischnurus und Lycas erkannt. Die, welche bei Euscorpius carpathicus und Euscorpius italicus vorkommen, wurden zuerst von Lankester und Bourne (12) gefunden und erhielten von ihnen den Namen »Phaosphaeren«.

Ich selbst habe sie bei den beiden zuletzt genannten Arten untersucht, und kann kaum einen Unterschied von denen von Acantholophus finden, außer darin, dass sie bei Euscorpius carpathicus (aber nicht bei Euscorpius italicus) einen etwas höheren Brechungsindex haben. Man trifft sie meist in der Nähe des Nucleus, oft ihm mittels einer abgeplatteten Fläche direkt anliegend, gerade so wie bei Acantholophus. Wenn ich sie auch wie Lankester und Bourne zum größten Theil proximal vom Kern liegend fand, so habe ich in einigen meiner Präparate sie doch fast eben so häufig auf der distalen wie auf der proximalen Seite der Kerne, oft je eine auf beiden Seiten in derselben Zelle, angetroffen. Sonst aber stimmen sie in jeder Hinsicht mit denen von Acantholophus überein, indem sie in Bezug auf Größe und Gestalt eben so sehr einem Wechsel unterliegen, sich ebenfalls matt graublau färben, eine netzartige Struktur erkennen lassen, und in einer Vacuole von feinen Fasern suspendirt zu liegen scheinen.

Wie Lankester und Bourne (12) richtig bemerken, finden sie sich auch in den Seitenaugen der Skorpione.

Das Vorkommen der Phaosphaeren ist aber nicht auf die Augen beschränkt. Sowohl bei den Phalangiden als auch bei Euscorpius enthielten die Leberzellen im Cephalothorax eine sehr große Zahl rundlicher, stark lichtbrechender Körper, die den Phaosphaeren, welche man in den Augen derselben Species findet, in jeder Beziehung gleichen. Es scheint diese letztere Thatsache den früheren Autoren entgangen zu sein. Ferner habe ich sie auch in den Hypodermiszellen gewisser Arten gefunden, z. B. bei Acantholophus (*ph* Fig. 11).

Hier wie in der Leber sind sie an Größe sehr verschieden und oft, entsprechend dem größeren Durchmesser der Zellen, viel größer als die der Retina. Jene, die ich in den Leberzellen von Euscorpius carpathicus fand, haben einen höheren Brechungsindex als bei anderen Arten, ein Verhalten das ganz übereinstimmt mit dem der Phaosphaeren der Retina bei diesem Thier.

Über die chemische Natur dieser Körper weiß ich nichts zu sagen. Die Phaosphaeren in der Leber und im Auge sowohl von Euscorpius carpathicus wie auch von Acantholophus hispidus werden allem Anschein nach durch mäßig koncentrirte Säuren (Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Essigsäure) und Alkalien (Kalilauge 35 %, Ammoniak) nicht angegriffen. Bei Anwendung von Doppelfärbung (Eosin-Hämatoxylin) färben sie sich roth, die Kerne dagegen blau.

Alle diese stark lichtbrechenden Körper der Leber, Retina und Hypodermis sind jedenfalls gleichwerthig und wahrscheinlich auch in ihrer Konstitution ganz oder fast identisch.

Es verdient erwähnt zu werden, dass LANKESTER und BOURNE (12) bei einigen Skorpionen (Androctonus) keine Phaosphaeren, ferner GRENACHER (7) bei Buthus eine »schwankende Anzahl von Vacuolen« und G. H. PARKER (18) bei Centrurus eine kleine Zahl von stark lichtbrechenden Punkten in den Phaosphaeren fand, die niemals bei Euscorpius und Acantholophus vorkommen.

Die Frage nach der Natur der Phaosphaeren in den Augen wird von den verschiedenen Autoren sehr verschieden beantwortet. LANKESTER und BOURNE (12) glauben, dass sie aus derselben Substanz wie das Rhabdom bestehen. MARK (17) vermuthet in ihnen rudimentäre Rhabdome. PATTEN (19) und PARKER (18) sind geneigt sie als Gebilde nuclearen Ursprungs zu betrachten.

Meiner Ansicht nach müssen die Phaosphaeren als Stoffwechselprodukte, die in den verschiedensten Geweben auftreten können und wahrscheinlich in einem Zusammenhang mit der Ernährung stehen, angesehen werden. Im Ganzen möchte ich bezüglich der Natur der Phaosphaeren mit CARRIÈRE (4) übereinstimmen, welcher sagt: »Da sowohl die Stelle ihres Vorkommens bei einer Species als dieses selbst bei verschiedenen Gattungen schwankt und unabhängig von ihnen immer Rhabdome vorhanden sind, dürfte diesen Gebilden überhaupt kein besonderer Werth beizulegen sein.«

V. Nervenfaserschicht und Sehnerven.

Wenn auch, wie die Entwicklung lehrt, die Retina invers gebaut ist, so verbinden sich doch die Nervenfasern mit dem proximalen Ende der Zellen, welches dem ursprünglich (vor der Inversion) freien, äußeren Ende entspricht. Die Zellen werden an diesem Ende hinter dem Kern sehr rasch dünner und gehen in die Nervenfaser über. Da ich diesem wichtigen Punkte besondere Aufmerksamkeit gewidmet habe, so kann ich diese Angabe mit absoluter Sicherheit machen. Am besten studirt man die betreffenden Verhältnisse auf Präparaten, welche in warmen Flüssigkeiten konservirt oder in HALLER'scher Flüssigkeit macerirt sind (Fig. 23 u. 24). Die Achsencylinder sind oft so gut konservirt, dass die Querschnitte durch einen Jeden sofort erkannt werden können, doch ist es mir niemals gelungen eine Faser zu entdecken, welche zwischen den Zellen aufwärts zieht und sich irgendwo an der distalen Seite vom Kern anheftet.

Die Nervenfasern bilden eine Schicht (*Nv* Fig. 11), welche der proximalen Fläche des Retinazellenlagers aufliegt, und welche nahe der Mitte am dicksten ist, gegen die Peripherie zu aber äußerst dünn und daher schwer zu erkennen ist. Alle Fasern nehmen ihren Weg zu dem nächsten optischen Nerven und treten noch innerhalb der Retinalkapsel zu kleinen Bündeln zusammen, von denen ein jedes von einer cellulären Scheide eingeschlossen wird. Während ihres centripetalen Verlaufes vereinigen sich kleinere Bündel zu größeren und gehen zuletzt durch die Löcher, welche sich in der Retinalkapsel an der ventralen Seite finden, in eben so viele Sehnerven über, wie Löcher vorhanden sind. Jeder Sehnerv theilt sich bei seinem Eintritt in das Auge in zwei Hauptäste, die eine dorsale, bezw. laterale Richtung nehmen und nach den anliegenden Retinazellen auf ihrem ganzen Wege Fasern abgeben (Fig. 10 u. 11).

In der Regel sind acht Nerven für jedes Auge vorhanden, doch kommen Abweichungen vor, und bei einigen Individuen kann sich ihre Zahl bis auf fünf vermindern (Fig. 10). Da sie sich auf ihrem Wege zum Gehirn unter einander vereinigen, so wird ihre ursprüngliche Zahl schließlich bis auf die Hälfte oder auf noch weniger reducirt. Ihr weiterer Verlauf im Gehirn ist von St. Remy (23) beschrieben worden.

Die Scheide der Sehnerven und diejenige der innerhalb der Retinalkapsel befindlichen Bündel mit ihren Kernen bleiben stets auf die Peripherie beschränkt. Somit fehlen jegliche innere Scheiden, welche den Nerven oder das Bündel in sekundäre Bündel theilen. Die kleinen ovalen oder länglichen Kerne (k^1 Fig. 11) veranlassen in der Wand der Scheide eine Verdickung und sind leicht von den rundlichen viel größeren Kernen (*k*) der Retinazellen zu unterscheiden. Zuweilen trifft man auch ähnliche Kerne zwischen den Sehnervenfasern (k^3 Fig. 10).

Obwohl der Nachweis, dass die peripheren Zellen je in eine Nervenfaser übergehen, nicht sehr schwer ist, so ist er doch nicht so einfach für die centrale Zelle. Ich habe versucht mir dadurch über diesen Punkt Gewissheit zu schaffen, dass ich die Zahl der Nervenfasern in den optischen Nerven mit der Zahl der Rhabdome in demselben Auge verglich. Wenn es auch mühsam ist, so ist es doch durchaus möglich, die genaue Zahl der Rhabdome zu ermitteln, indem man in der oben (p. 6) beschriebenen Weise Zeichnungen einer lückenlosen Serie von Schnitten, aus denen das Pigment nicht entfernt ist und welche die Sehachse genau quer durchschnitten haben, mit einander vergleicht.

Die Nervenfasern lassen sich ebenfalls zählen, wenn auch nicht mit solcher Genauigkeit. Dies geschieht am besten auf Querschnitten von Sehnerven, die in warmen Flüssigkeiten gehärtet und mit Hämatoxylin gefärbt sind. Auf ihnen erscheint jeder Achsencylinder wie ein heller, farbloser Raum auf blauem Grunde. Die Vertheilung der Fasern eines Auges auf acht Sehnerven, deren jeder 60 bis 400 Fasern enthält, vereinfacht die Zählung bedeutend.

Das Resultat der Zählung ergab für ein linkes Auge von Acantholophus genau 588 Rhabdome, während die acht Sehnerven desselben Auges bei demselben Individuum annähernd 2449 Fasern enthielten. Würden alle Zellen in einer Retinula innervirt, so würde die Gesammtzahl von Fasern 4mal 588 = 2352 ergeben, welche Zahl sehr gut mit der gefundenen (2449) übereinstimmt. Die letztere Zahl übertrifft zwar um 97 Fasern die wirkliche Zahl, d. h. es ist ein Irrthum von nur 4,1 % vorhanden, indessen kommt er nicht in Betracht, wenn man bedenkt, dass, wenn nur die peripheren Zellen innervirt würden, die Zahl der Fasern nur 3 × 588 = 1764 betragen müsste, also um 685 hinter der gefundenen zurückbleiben würde.

Hier mag einer etwas überraschenden Übereinstimmung in der Zahl der Rhabdome, welche ich bei verschiedenen Augen von Acantholophus hispidus fand, gedacht werden. Das oben erwähnte linke Auge besaß 588 Rhabdome, und in dem rechten Auge desselben Individuums erhielt ich dieselbe Zahl 588. In dem Auge eines anderen Individuums zählte ich 587, also nur ein Rhabdom weniger. Diese Zahlen sind überdies sehr genau, nicht nur annähernd, bestimmt, so dass ein etwaiger Irrthum höchstens ein Rhabdom mehr oder weniger betragen kann.

VI. Die Retinalkapsel und das zwischen ihr und den Schichten der Retina und der Nervenfasern liegende Gewebe.

Die Retinalkapsel, auf welche schon zu verschiedenen Malen Bezug genommen wurde, ist eine Membran von beträchtlicher Festigkeit, wie man sich leicht auf Präparaten, die kurze Zeit in Haller'scher Flüssigkeit macerirt wurden, überzeugen kann. Sie schließt alles Gewebe beider Augen ein, welches proximal vom Glaskörper liegt.

Der Name präretinale Membran (*prae.m* Fig. 10) ist von Graber (5) jenem Theil der Retinalkapsel gegeben worden, welcher zwischen dem Glaskörper und der Retina liegt. Sie trennt diese letzteren, doch hält sie dieselben gleichzeitig auch zusammen, weil die Zellwände beider Schichten fest mit ihr verbunden sind. Diese Membran ist jedenfalls eine Folge der Verwachsung der die Zellen jederseits von ihr begrenzenden Zellwände. Niemals enthält sie Kerne.

An ihrem Rande ist die präretinale Lamelle rechtwinkelig umgeschlagen und geht in die periretinale Membran (*peri.m*) über, welche die periphere Fläche und einen Theil der basalen Fläche des Augenbulbus bedeckt. Der inneren Seite dieser Membran liegt eine besondere zellige Matrix (*Mx* Fig. 11) an. Da die Hypodermis (*Hy* Fig. 10 u. 11) eine beträchtliche Strecke mit der peripheren Wand des Augenbulbus in Berührung steht, so verschmilzt die periretinale Membran in dieser Region mit der Basalmembran (*bm*) der Hypodermis. Diese beiden Membranen schließen gewöhnlich eine Anzahl von Tracheen zwischen sich ein (*Tr* Fig. 11) und trennen sich in der Nähe der basalen Fläche des Auges (bei x Fig. 10 u. 11).

Der Raum zwischen der periretinalen Membran und der Schicht der Retinazellen sowie der Nervenfasern wird von der dünnen zelligen Matrix der Membran eingenommen. Der distale Theil der Matrix, welcher zwischen dem doppelten Theil der Periretinalmembran und den randständigen Retinulae liegt, setzt sich aus zwei bis drei Schichten von langen, etwas komprimirten, prismatischen Zellen (Pg^3) zusammen, welche mit den randständigen Retinazellen parallel verlaufen, fast eben so lang sind und langgestreckte abgeplattete Kerne besitzen. Diese Zone ist dicker als der übrige Theil der Matrix und bildet, da sie gewöhnlich sehr intensiv pigmentirt ist, eine ringförmige Pigmentzone (Pg^3 Fig. 10 u. 11), welche alle Retinulae wie ein Fassreifen umspannt. Bei Platybunus sind die Zellen dieser Zone statt mit Pigment, mit kleinen glänzenden Krystallen, und bei Phalangium brevicorne zum Theil mit Pigment, zum Theil mit Krystallen erfüllt.

Der Rest der Matrix (*Mx* Fig. 11), welcher zwischen der periretinalen Membran und der Nervenfaserschicht liegt, ist äußerst dünn mit wenigen langgestreckten Kernen versehen. Er kann Pigment oder Krystalle enthalten, aber auch stellenweise von beiden frei sein.

Schon oben habe ich erwähnt, dass die periretinale Membran des einen Auges direkt in die des anderen übergeht, ohne zwischen dieselben einzudringen. Hierdurch ist in der ventralen Region zwischen der Kapsel und den beiden Nervenfaserschichten ein beträchtlicher Raum freigelassen, der gewöhnlich von dreieckiger Gestalt und mit einem besonderen faserig-lockeren Gewebe erfüllt ist (*zw.g* Fig. 11). In ihm finden sich neben zahlreichen Kernen gewöhnlich Glanzkrystalle in großer Menge, besonders in dem Theil, welcher dem vorderen Körperende zunächst liegt.

In der Medianebene des Körpers scheinen die Nervenfaserschichten beider Augen in direkter Berührung mit einander zu stehen; nur hier und dort trifft man vereinzelte, sehr abgeplattete Kerne (k^2 Fig. 11).

Die oben erwähnten Glanzkrystalle, welche man in der Matrix findet, sind sehr kleine, kurze, eckige Stäbchen (Fig. 9) von gelblicher Färbung in durchscheinendem Licht. In reflektirtem Licht schillern sie prachtvoll golden, grün und roth, wie jene des Tapetums bei den Spinnen. Außerdem trifft man sie in großer Menge in den Hypodermiszellen (*Hy* Fig. 10 u. 11) und oft auch in anderen Geweben, wie von Leydig (13, p. 384) des Genaueren beschrieben wurde.

VII. Litteratur.

Schon Tulk (1843, 27) kannte die Thatsache, dass die beiden Augen der Phalangiden mit einander verbunden sind. Ferner beschreibt er und bildet (Taf. V, Fig. 32) ein Paar Muskeln ab, welche jederseits unter den Augen verlaufen und eine Verschiebung des Augeninhaltes ermöglichen sollen.

In der That fand ich verschiedene Längsmuskeln (*Mk* Fig. 11), welche auf der lateralen Seite der Sehnerven dicht unterhalb der Augen vorbeilaufen. Sie verbinden sich aber nicht mit den Augen, sondern setzen sich einerseits an der Cuticula unmittelbar hinter dem Augenhöcker, und andererseits am oberen Rande der Basen der Cheliceren fest. Ohne Zweifel sind dies, wie schon Grenacher erwähnt, die Muskeln, welche Tulk gesehen hat.

Leydig (1855, 13) beschreibt bei Phalangium ein aus zerstreuten Flitterchen gebildetes Tapetum, welches sich am Augengrund ausnimmt »wie Sterne am dunkeln Firmament« (p. 439). In seiner Fig. 21 bildet Leydig die Verhältnisse ab. Das Tapetum besteht aus Kügelchen, die größer sind als die Pigmentkörner.

Es ist mir niemals möglich gewesen, bei irgend einer Species etwas einem solchen Tapetum Entsprechendes aufzufinden; auch Grenacher erwähnt nichts davon.

Leydig giebt ferner eine schöne Figur (15, Taf. VIII, Fig. 2), welche die Beziehungen des Auges und Gehirns zu einander zeigt.

Die sehr genaue Beschreibung Grenacher's (1879, 6) von dem Verhalten der Linse und des Glaskörpers kann ich in allen Punkten bestätigen. Dagegen kann ich seiner Darstellung über den Bau der Retina nicht ganz beistimmen. Er sagt: Die hinter dem Glaskörper gelegene Retina besteht aus einer einzigen Zellenlage. Die Elemente derselben sind stark verlängert, von vorn bis hinten mit Pigment erfüllt, und im frischen Zustand mehr cylindrisch als nach der Erhärtung, wo sie ziemlich spindelförmig werden. An ihrem Vorderende ist ihnen je ein Stäbchen eingelagert, und an ihrem hinteren Ende treten sie mit dem Opticus in Zusammenhang. Die Kerne liegen hinter der Mitte und verursachen das spindelförmige Aussehen der Zelle durch ihre Auftreibung. Die spindelförmigen Stäbchen lassen sich etwa mit einem Getreidekorn vergleichen. Bei Längsansichten zeigen sie eine sehr feine Längslinie, welcher oft leichte Einkerbungen an den abgerundeten Enden entsprechen. Die Stäbchen bestehen aus drei gleichgroßen, der Länge nach an einander gekitteten Segmenten, so dass der Querschnitt ein kleeblattähnliches Aussehen zeigt.

Aus dem Mitgetheilten kann man ersehen, dass meine Darstellung von derjenigen Grenacher's in einem sehr wesentlichen Punkte abweicht, obwohl ich ganz besonders hervorheben möchte, dass die von Grenacher gegebene Darstellung vom Bau des Auges im Übrigen eine sehr naturgetreue ist. Der erwähnte Differenzpunkt besteht darin, dass nach Grenacher jedes dreitheilige Stäbchen nur einer einzigen Zelle zugehört, die Zellen der Retina gleichwerthig und nicht in Gruppen oder Retinulae angeordnet sind, dass dagegen nach meinen Beobachtungen jedes solche »Stäbchen« in Wirklichkeit ein Rhabdom ist, d. h. ein Produkt einer Gruppe von vier Zellen, welche zusammen eine Retinula bilden.

Die von Grenacher untersuchte Art, Phalangium opilio, ist allerdings wegen der Kleinheit der betreffenden Elemente weit weniger günstig für die Untersuchung als Leiobunum und Opilio parietinus, an welchen ich meine Beobachtungen zuerst gemacht habe.

Patten (1886, 19) fand gelegentlich seiner ausgedehnten Untersuchungen, dass die Retina der Mollusken und Arthropoden sowohl bei den Stemmata wie bei den facettirten Augen sich aus kreisförmig angeordneten Gruppen von pigmentirten Zellen zusammensetzt, die central liegende Zellen umgeben, welche letztere durch konstante Merkmale im Bau ausgezeichnet sind. Diese letzteren Zellen nennt er »Retinophoren«. Ihrer sind stets zwei oder mehr vorhanden, die allerdings mit einander verschmelzen können, wobei der Kern der einen degenerirt. Die Sehstäbe werden von diesen Zellen erzeugt (und haben somit stets die Natur eines Rhabdoms). Sowohl die farblosen Zellen als auch die Theile der Sehstäbe schließen eine axial, ursprünglich intercellulär gelegene Nervenfaser zwischen sich ein. Diese Gruppen von pigmentirten und farblosen Zellen, welche Patten mit einem früher etwas anders gebrauchten Namen als »Ommatidia« bezeichnet, sollen, wie er glaubt, die Strukturelemente der meisten, wenn nicht aller Augen sein.

Bei seinen Untersuchungen über das Auge von Phalangium (20) findet er nun auch, dass die Retina dieser Form nach demselben Schema gebaut ist. Sie soll aus wohl entwickelten »Ommatidia« bestehen, von denen jedes sich aus wenigstens neun Zellen zusammensetzt. Das Centrum eines jeden »Ommatidiums« wird von drei Retinophoren gebildet, die je einen Sehstab tragen, welcher am proximalen Ende in eine Spitze ausläuft. Die drei Sehstäbe vereinigen sich mittels ihrer axialen Flächen zu einem konischen Körper, so dass man auf Querschnitten das Bild einer T-förmigen oder dreistrahligen Figur erhält, deren Arme eingekerbt sind (vgl. meine Fig. 5 *C*). Die drei Sehstäbe verlängern sich proximal in drei dünne Fäden, die in einer zarten Röhre eingeschlossen sind, welche ihrerseits durch Verwachsung der proximalen Enden der farblosen Retinophoren gebildet wird. Die genannten Fäden stehen in Zusammenhang mit einer axialen Nervenfaser, welche durch die Röhre in das Centrum des Kegels (Rhabdoms) übergeht. Die Kerne der Retinophoren, d. h. der drei farblosen centralen Zellen, sind wahrscheinlich über dem distalen Ende der Sehstäbe gelegen, wenn auch PATTEN diesen Punkt nicht mit Bestimmtheit festgestellt hat. Die Retinophoren sind von sechs in zwei Kreisen angeordneten pigmentirten Zellen umgeben. Der äußere und innere Kreis besteht aus je drei Zellen. Diejenigen des äußeren sind schmal und liegen in den Rinnen des Kegels (Rhabdoms). Die Kerne haben ihre Lage gegenüber der Mitte derselben, aber sie sind kaum zu erkennen. Die proximalen Enden der Zellen laufen in lange hyaline Fäden aus. Die drei Zellen des inneren Kreises sind dagegen viel größer und sind den Leisten des Rhabdoms angelagert. Ihre großen ovalen Kerne liegen proximal von den inneren Enden der Sehstäbe und scheinen beim ersten Anblick die einzigen Kerne zu sein, welche in der Retina vorhanden sind.

Wenn wir einen meiner Querschnitte durch die Rhabdomregion von einer Form wie Opilio parietinus (Fig. 5 *C*) mit der Beschreibung PATTEN's vergleichen, so finden wir eine unverkennbare Ähnlichkeit zwischen ihnen. PATTEN's größere Pigmentzellen mit den großen proximal liegenden Kernen sind augenscheinlich meinen drei peripheren Zellen gleichwerthig, während seine kleineren Pigmentzellen, welche in den Winkeln des Rhabdoms liegen, den drei Plasmasträngen meiner centralen Zelle gleichzusetzen sind. In jeder anderen Hinsicht weicht die Darstellung PATTEN's so stark von der meinigen ab, dass ein weiterer Vergleich für mich ausgeschlossen ist.

HENKING (1888, 9) machte einige Beobachtungen über die Linse während der Häutung. Das weiche Material für die zukünftige neue Linse wird bereits unter der gelockerten alten Linse abgeschieden und ist Anfangs nach außen konkav, entsprechend der gekrümmten Unterseite der alten Linse. Diese Angaben HENKING's kann ich auch bestätigen.

VIII. Überblick über die Entwicklung der verschiedenen Theile des Auges.

Da ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (22) eine kurze Übersicht über die Entwicklung des Auges von Leiobunum rotundum gegeben habe und dieselbe später ausführlich zu behandeln gedenke, so werde ich hier nur so viel wiederholen als zum Verständnis der genetischen Beziehungen der Theile zu einander nothwendig ist. Die Augen entstehen aus einem Paar ektodermaler Taschen am Kopfsegment des Keimstreifens, welche durch einen komplicirten Faltungsprocess sich bilden, Anfangs mit einem Lumen versehen und von einander vollständig getrennt sind. Später werden sie völlig von der Hypodermis abgeschnürt, bleiben jedoch mit ihr immer in Berührung. Bald rücken sie mehr und mehr in der Medianebene zusammen.

Die äußere Wand jedes Sackes wird sehr dick und gleichzeitig wird sie in das Innere des Sackes eingestülpt, so dass das Lumen des letzteren vollständig verschwindet. Diese verdickte Wand giebt der Retina den Ursprung. Ihre Zellen ordnen sich in einer einzigen Schicht an und bilden zuletzt die Rhabdomere an ihrem jetzt distalen Ende, welches indessen dem ursprünglich (vor der Inversion) inneren, basalen Ende entspricht. Die Nervenfasern haben ihre definitiven Ansatzpunkte an dem entgegengesetzten proximalen, dem Lumen zugekehrten Ende, welches dem ursprünglich freien, äußeren Ende der Zellen gleich ist. Indessen erzeugen nicht alle Zellen der äußeren Wand des Sackes Rhabdomere, sondern die randständigen, welche eine zwei bis drei Zellen dicke Zone bilden, werden sehr intensiv pigmentirt und geben dem periretinalen Pigmentring (Pg^3 Fig. 11) den Ursprung, welcher, wie oben beschrieben wurde, einen Theil der Matrix der periretinalen Membran bildet.

Die proximale innere Wand des Sackes, welche niemals besonders stark sich verdickt, bleibt an den meisten Stellen sehr dünn und aus ihr geht erstens der dünnste Theil der Matrix (Mx Fig. 11) hervor, welcher zwischen der periretinalen Membran und der Nervenfaserschicht liegt, ferner das ein Dreieck bildende faserig-lockere Gewebe auf der Ventralseite zwischen den beiden Augen und wahrscheinlich entstehen aus ihr auch die langgestreckten Kerne (k^2), welche sich zwischen den Nervenfaserschichten der beiden Augen in der Medianebene finden.

Jener Theil der Hypodermis, welcher direkt über der Retina liegt, erfährt auch eine Verdickung und wird zum Glaskörper, der an seiner distalen Wand die cuticulare Linse abscheidet.

Es ergiebt sich also das Resultat, dass die Augen der Phalangiden dreischichtige inverse Augen ektodermalen Ursprungs sind.

IX. Theoretische Erörterungen über die mögliche Funktion der Retinaelemente.

Bekanntlich ist es eine ganz allgemeine Annahme, dass die Empfindung der Lichtstrahlen in den Stäbchen bezw. Rhabdomen stattfindet. Dieses muss gerade bei den Phalangiden der Fall sein, wo der ganze distale Theil der Retinazellen mit Pigmentkörnern erfüllt ist, die sich überall finden, so weit das Protoplasma sich distalwärts erstreckt (Grenacher). Alle Lichtstrahlen müssen desshalb sofort absorbirt werden, außer denjenigen, welche direkt auf die Rhabdome fallen.

Es giebt nun verschiedene Weisen, wie man den Sehstab mit Bezug auf seine Lichtempfindlichkeit auffassen kann.

Man kann zum Beispiel annehmen, dass der Sehstab ganz aus lichtempfindlicher Substanz besteht und so gebaut ist, dass ein Reiz, welcher durch einen auf irgend eine Stelle fallenden Lichtstrahl hervorgerufen wird, sich durch die ganze Substanz des Sehstabes fortpflanzt und dann auf die nervösen Leiter übertragen wird.

Stellen wir uns nun die Rhabdome bei den Phalangiden derartig gebaut vor und prüfen wir die Konsequenzen einer solchen Annahme. Bei solchen Augen, wie sie der Acantholophusgruppe zukommen, bei denen jedes Rhabdom mit den benachbarten verschmilzt, müsste der Reiz, welcher durch einen Lichtstrahl in irgend einem Rhabdom hervorgerufen wird, sich fast allen anderen Rhabdomen in demselben Auge mittheilen. Ferner würde dieses Rhabdom auch den Reiz von Lichtstrahlen empfangen, welche andere Rhabdome treffen. Ein Bild kann in einem solchen Auge unmöglich entstehen, nur eine gleichmäßige Lichtempfindung, die aus der Mischung aller in das Auge eintretenden Strahlen resultirt, könnte hervorgebracht werden. Dass dieses die ganze Funktion eines Auges von einer der Acantholophusgruppe angehörigen Arten, mit seinen komplicirt gebauten Retinulae und Rhabdomen, mit seinem Pigmentapparat zum Reguliren der Lichtstärke, mit seiner großen Zahl von Rhabdomen und noch größeren Menge von Nervenfasern, sein soll, ist mir höchst unwahrscheinlich und ich möchte daher der folgenden Betrachtungsweise den Vorzug geben.

Wir dürfen nicht den Sehstab in seiner Totalität, wie es oben geschah, als einheitliches lichtempfindliches Endorgan betrachten, sondern wir müssen annehmen, dass im Rhabdom lokalisirte Stellen enthalten sind, welche die Überlieferung eines durch Lichtstrahlen hervorgerufenen Reizes an den nervösen Leiter vermitteln. Jede dieser

Stellen, die man als lichtempfindliches Endorgan bezeichnen kann, muss desshalb lokalisirt und isolirt sein, damit ein in ihr erzeugter Reiz sich nicht auf den übrigen Theil des Rhabdoms verbreiten kann und damit sie nur von Lichtstrahlen gereizt werden kann, welche sie direkt treffen. Ein lokaler Reiz kann sich alsdann nicht über den ganzen Sehstab verbreiten und das Vorhandensein eines Netzwerkes von Rhabdomsubstanz, wie in der Acantholophusgruppe, würde kein Hindernis für die Isolirung der percipirenden Organe sein.

Es ist leicht begreiflich, dass diese empfindlichen Endorgane in einem Sehstab nicht nothwendig über seine ganze Masse vertheilt zu sein brauchen, dass vielleicht ein Theil desselben keine solchen Organe besitzt und einfach wie ein dioptrisches Medium sich verhält. Hierin könnten wir vielleicht auch eine Erklärung finden für die bemerkenswerthe Verschiedenheit zwischen beiden Arten von Substanzen des Rhabdoms, wie sie in der differenten Färbung desselben zum Ausdruck kommt. Wir könnten nämlich annehmen, dass die sensitiven Endorgane sich entweder auf den hell oder auf den dunkel färbenden Theil der Rhabdome beschränken und dass sie eben die Verschiedenheit in der Färbung bedingen.

Bei solcher Betrachtungsweise ist es leicht einzusehen, dass nur jener Theil des Rhabdoms, welcher sich dunkelblau färbt, als Sitz der sensitiven Endorgane in Frage kommen kann, während der hellblaue Theil nur dioptrischer Natur ist.

Bei dieser Annahme würden wir finden, dass der percipirende Theil des Rhabdoms stets stark entwickelt ist und den bei Weitem größten Theil des proximalen Abschnittes bildet, d. h. jenen Theil, welcher am weitesten von der Linse entfernt ist. Dagegen variirt der dioptrische Theil des Rhabdoms sowohl in der Form wie in der Masse sehr und er kann sogar fast verschwinden (Platybunus). Er ist am stärksten entwickelt im distalen Abschnitt, d. h. in dem dem Lichte zugekehrten Theil. Darin dass dieser Abschnitt bei der Acantholophusgruppe ausschließlich dioptrischer Natur ist, kann ich nur einen beträchtlichen Vortheil für den Sehvorgang erblicken, weil hierdurch die in Folge einer zu geringen Dicke des Glaskörpers herbeigeführten Nachtheile zum Theil wieder ausgeglichen würden, indem die percipirende Region weiter von der Linse entfernt zu liegen kommt (vgl. Fig. 11).

Die in Rede stehenden Verhältnisse würden eine gewisse Analogie zu ähnlichen Verhältnissen im zusammengesetzten Auge der Crustaceen und Insekten bieten. Der distale besonders abgesetzte Abschnitt des Rhabdoms bei Oligolophus und Acantholophus (Fig. 11) ließe sich (funktionell) mit dem Krystallkegel jener zusammengesetzten

Augen vergleichen, welcher sicher dem dioptrischen Apparat zugehört. Allerdings stellt er dort eine vom Rhabdom unabhängige Bildung dar, kann jedoch einen Fortsatz in dasselbe hineinschicken.

Mit dem Zustandekommen eines deutlicheren Bildes dürfte jedenfalls auch die Verschmälerung des dem Lichte zugekehrten Endes vom proximalen (percipirenden) Abschnitt des Rhabdoms bei Acantholophus und Oligolophus zusammenhängen. Für solche Formen dagegen, wo wie bei Platybunus der Glaskörper mächtig entwickelt ist, käme es darauf an, eine große Zahl von sehr kleinen Rhabdomen zu besitzen, um ein gutes Sehen zu ermöglichen. Dem entsprechend finden wir hier den dioptrischen Theil bis auf einen kleinen Rest am distalen Ende des Rhabdoms reducirt.

Eine weitere Konsequenz der hier vorgetragenen Anschauung ist die, dass die Lichtempfindlichkeit nicht der centralen, sondern ausschließlich den peripheren Zellen zukommen würde.

Man könnte die Thatsache, dass die centrale Zelle, wenigstens bei Acantholophus, mit einer Nervenfaser versehen ist, als wichtigen Einwand betrachten, indessen lässt sich meiner Ansicht nach hierfür leicht eine andere Erklärung geben. Wie oben (p. 12) schon betont wurde, ist bei der Acantholophusgruppe der distale Abschnitt des Rhabdoms von einem Pigmentmantel eingehüllt, welcher fast ganz aus den kolbig verdickten distalen Enden der centralen Zelle besteht. Und ich habe ferner gezeigt (p. 29), dass das Pigment im Stande ist, von und nach dem distalen Ende der centralen Zelle unter dem Einfluss eines Wechsels der Lichtstärke zu wandern, wesshalb wir der centralen Zelle in der Acantholophusgruppe die Funktion zuschreiben können, den Zutritt des Lichtes zum Rhabdom zu reguliren. Dadurch wird die Innervirung der centralen Zelle verständlich.

Bei solchen Formen wie Platybunus, wo sowohl das centrale Rhabdomer wie die distale Region der centralen Zelle sehr schwach entwickelt ist, halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass die centrale Zelle nicht mehr mit einer Nervenfaser versehen ist (vgl. hierüber auch das auf p. 29 Gesagte).

Kurz zusammengefasst würde die oben erörterte theoretische Anschauung folgende sein: Von vier ursprünglich gleichwerthigen Sehzellen haben nur die drei peripheren ihre Lichtempfindlichkeit beibehalten, das Rhabdomer der centralen Zelle dagegen hat diese letztere Eigenschaft verloren. Es funktionirt jetzt als dioptrisches Medium, während die centrale Zelle selbst bei der Acantholophusgruppe die Funktion einer Pigmentzelle übernommen hat, welche den Zutritt des Lichtes zum Rhabdom regulirt, da ja echte Pigmentzellen in der Retina fehlen.

X. Vergleichung der Phalangidenaugen mit denen der Arachniden im Allgemeinen.

Wenn wir die Augen der Phalangiden mit denen der übrigen Arachniden, so weit sie bis jetzt untersucht sind, vergleichen, so finden wir, dass sie mit den Augen der Skorpione noch am ehesten übereinstimmen.

Die Skorpione besitzen bekanntlich ein Paar Mittelaugen und mehrere Paare von Seitenaugen. Die letzteren sind nach den übereinstimmenden Angaben von Lankester und Bourne (12) sowie G. H. Parker (18), die ich bestätigen kann, einschichtig und bilden nur einen besonderen Theil der Hypodermis, so dass sich die Retina in direkter Kontinuität mit der Linse befindet. Sie entstehen nach Parker durch eine einfache grubenförmige Einsenkung des Körperepithels, ohne dass eine Inversion der Retina erfolgt. Diese Augen haben kein Homologon bei den Phalangiden und kommen desshalb für uns nicht in Betracht.

Die Entwicklung der Mittelaugen verläuft nach den Untersuchungen von G. H. Parker (18) in ganz ähnlicher Weise wie bei den Augen der Phalangiden und stimmt, in vielen Punkten sogar bis ins Einzelne, mit diesen überein. Die Mittelaugen der Skorpione entstehen ebenfalls aus drei Schichten, von denen die äußere den Glaskörper und die mittlere die invertirte Retina bildet, während aus der inneren eine dünne postretinale Pigmentschicht hervorgeht. Die letztere fungirt als Matrix für einen Theil der Retinalkapsel, welche genau so wie bei den Phalangiden die Retinae beider Augen in einer gemeinsamen Hülle einschließt.

Da es zu weit führen würde, alle Ansichten, welche über den Bau der Retina der Mittelaugen bei den Skorpionen geäußert worden sind, zu diskutiren, so werde ich mich nur an die genaueren Untersuchungen von Lankester und Bourne (12) und von Parker (18) halten, zumal ich deren Angaben für Euscorpius bestätigen kann. Die Retina besteht aus Retinulae, von denen sich jede aus fünf Zellen, die in einem Kreise angeordnet sind, zusammensetzt. Jede Zelle producirt seitlich ein rinnenförmiges Rhabdomer, welches aber ihr distales Ende nicht erreicht. Die Rhabdomere vereinigen sich in jeder Retinula zu einem mit fünf Längsrinnen versehenen Rhabdom, wodurch dieses auf dem Querschnitt fünfstrahlig erscheint. Der distale Theil der Retinazelle ist dicht pigmentirt, während der proximale Theil den Kern enthält und in die Nervenfaser übergeht. Bei Centrurus fand Parker zwischen den Retinulae in der distalen Region besondere keulenförmige Pigmentzellen, welche in der Rhabdomregion sehr fein und fadenförmig werden und in der proximalen Region, wo der Kern liegt, wieder an Größe zunehmen. Ganz ähnliche Pigmentzellen habe ich auch bei Euscorpius finden können. Lankester und Bourne beschreiben zwar bei Androctonus äußerst feine Pigmentzellen zwischen den Retinulae im distalen und mittleren Abschnitt derselben, indessen sind bei Buthus nach Grenacher (7), bei Centrurus nach Parker (18), sowie bei Euscorpius nach Lankester und Bourne (12) und nach mir in der distalen Hälfte der Retina gar keine Kerne zu finden. Zwischen der Retina und der postretinalen Pigmentschicht befindet sich eine Lage von Nervenfasern, die gerade so wie bei den Phalangiden zu zahlreichen Bündeln innerhalb der Retinalkapsel vereinigt sind.

Dieses mag genügen, um die Homologie zwischen den Mittelaugen der Skorpione und den Phalangidenaugen zu zeigen. Die Hauptunterschiede liegen in der Abwesenheit einer centralen Zelle, im Bau der Retinulae und in dem Vorhandensein von echten interretinulären Pigmentzellen bei den Skorpionen. Ich möchte aber die Aufmerksamkeit auf die Ähnlichkeit lenken, welche zwischen den Plasmasträngen der centralen Zelle in der Acantholophusgruppe und dem keulenförmigen distalen Abschnitt der Pigmentzellen bei Centrurus und Euscorpius besteht, ohne damit natürlich eine Homologie zwischen ihnen behaupten zu wollen.

Bei den echten Spinnen (Araneae), wo ein ähnlicher Dimorphismus der Augen wie bei den Skorpionen schon längst durch Grenacher (6) bekannt geworden ist, unterscheidet man die »Hauptaugen«[1] (vorderen Mittelaugen) von den übrigen sogenannten »Nebenaugen«[1] (vorderen Seitenaugen und hinteren Augen).

Die Nebenaugen sollen nach Locy (16) nach ihrer Entwicklung inverse Augen sein, doch konnte Mark (17), der die Präparate von Locy darauf hin weiter untersucht hat, diese Angabe nicht mit Sicherheit bestätigen, wenn er auch den inversen Bau für den wahrscheinlichsten hielt. Erst Patten (20a) gelangte zu der Ansicht, welche Kishinouye (10) später ausführlicher begründen konnte, dass die Nebenaugen durch eine becherförmige ektodermale Einsenkung entstehen. Der Boden der Einsenkung wird zur Retina, die keine Spur einer Inversion zeigt. Diese Angaben Patten's und Kishinouye's habe ich früher schon bestätigt (Korschelt und Heider [11 p. 597]).

Durch anatomische Untersuchungen ist ferner Bertkau (1) zu dem Schluss gekommen, dass die Nebenaugen inverse Augen seien, obwohl er dieses nicht mit völliger Sicherheit beweisen konnte. Diese Verhältnisse habe ich ebenfalls eingehend untersucht und kann im Gegensatz zu Bertkau die älteren Angaben Grenacher's in allen wichtigen Punkten völlig bestätigen.

---

[1] So von Bertkau (1) genannt.

Die Hauptaugen (vordere Mittelaugen) der Spinnen dagegen sind, nach den übereinstimmenden Angaben von Locy (16), Mark (17), Patten (20a), Kishinouye (10) und mir (Korschelt und Heider [11, p. 602]) echte inverse Augen und aus drei Schichten gebaut. Es kann desshalb nicht zweifelhaft sein, dass diese den Phalangidenaugen homolog sind. In der Retina der Hauptaugen kommen außer den eigentlichen Sehzellen noch echte Pigmentzellen vor. Die Sehzellen sind nach Grenacher und Bertkau, wie ich ebenfalls bestätigen kann, nicht in Retinulae angeordnet und besitzen einen im proximalen Theil gelegenen Kern; sie gehen am proximalen Ende in die Nervenfaser über, letzteres Verhältnis ganz so wie bei den Phalangiden und den Skorpionen. Während ich dies auch für einige Spinnen (Attiden) bestätigen kann, habe ich bei den meisten Dipneumones gefunden, dass der Nerv sich nicht am proximalen Ende, sondern in der Mitte der Retinazelle ansetzt.

Eine Verbindung zwischen den am distalen Ende gelegenen Stäbchen benachbarter Zellen ist bis jetzt nicht beschrieben worden, ich habe indessen bei einer großen südamerikanischen Vogelspinne, sowie bei vielen Dipneumones eine echte Rhabdombildung gefunden, welche aber einen Typus aufweist, der so weit bekannt ist, ganz vereinzelt unter den Arthropoden dasteht. Jede Zelle nämlich producirt zwei bis sechs Rhabdomere, von denen jedes mit einem der Rhabdomere jeder anliegenden Zelle verwächst. Auf diese Weise nimmt jede Zelle Theil an der Bildung von zwei bis sechs verschiedenen Rhabdomen. Jedes Rhabdom ist das Produkt von in der Regel nur zwei Zellen und erscheint desshalb auch zweitheilig. Eine Gruppirung der Zellen zu Retinulae findet sich indessen nicht. Ich werde diese Verhältnisse später noch eingehender beschreiben, wenn ich meine Untersuchungen über den Bau der Spinnenaugen veröffentlichen werde.

Ein ähnlicher Typus von Rhabdombildung ist von Grenacher (8) in seinen Untersuchungen für das Cephalopodenauge beschrieben worden. Bei diesen Thieren scheidet jede Zelle in der Regel zwei Rhabdomere ab und nimmt an der Bildung von zwei verschiedenen Rhabdomen Theil. Die letzteren werden stets von drei bis fünf Zellen gebildet.

Von den Augen der übrigen Arachniden sind, so weit ich weiß, nur noch die der Pseudoscorpione untersucht worden. Nach der

Beschreibung von Bertkau (2) sind sie den Nebenaugen der Spinnen in vielen Punkten sehr ähnlich und wahrscheinlich mit diesen homolog.

Die Homologie der Mittelaugen von Limulus mit den Mittelaugen der Skorpione wurde zuerst von Lankester und Bourne behauptet. Diese Augen, welche fast zusammen in der Medianlinie liegen, besitzen nach den Angaben der genannten Autoren einen Glaskörper und eine darunter liegende Retina, deren Zellen hier und dort eine Anordnung zu Retinulae von je fünf rhabdombildenden Zellen zeigt.

Aus den mitgetheilten Angaben geht klar hervor, dass die vorderen Mittelaugen der Spinnen, die Augen der Phalangiden und die Mittelaugen der Skorpione sowie jedenfalls die Mittelaugen des Limulus eine Reihe von homologen Gebilden darstellen, welche durch eine invertirte Retina mit Retinulae oder wenigstens Rhabdomen charakterisirt sind.

Da wir bei den niedrigsten Arachnidenformen wie den Skorpionen sowie bei Limulus eine Retina mit Retinulae antreffen, so ergiebt sich ferner, dass der ursprüngliche Arachnidentypus auch eine aus Retinulae zusammengesetzte Retina besaß. Ich sehe ein Hauptresultat dieser Arbeit darin, nachgewiesen zu haben, dass eine aus Retinulae zusammengesetzte Retina bezw. eine Modifikation derselben auch bei den höheren Arachnidenordnungen, den Phalangiden und den Spinnen, noch besteht.

Korschelt (11, p. 600) ist der Ansicht, dass die Mittelaugen der Skorpione und des Limulus von zusammengesetzten Facettenaugen abgeleitet sind, deren Einzelaugen (Ommatidia) beim Skorpion und Limulus durch die Retinulae repräsentirt werden. Diesen Gedanken weiter verfolgend, kam der genannte Autor zu dem Schluss, dass auch bei den höheren Arachnidenordnungen in Homologie mit den Mittelaugen der Skorpione früher eine zusammengesetzte Retina vorhanden gewesen sein müsse. Obgleich ihm das Vorhandensein von Rhabdomen bei den Spinnen und Phalangiden unbekannt war, so führten ihn die Angaben Grenacher's, dass die Stäbchen der Spinnen aus zwei, die der Phalangiden aus drei Stücken beständen, zu der Vermuthung: »dass es sich bei der Zwei- resp. Dreitheiligkeit der Stäbchen vielleicht um Reste der Rhabdom- und Retinulabildung handeln möchte« (11, p. 601). Wie in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen wurde, hat diese Vermuthung für die Augen der Phalangiden und für die Mittelaugen der Spinnen völlig das Richtige getroffen.

Berlin, Januar 1894.

Litteraturverzeichnis.

1. P. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886. Bonn.
2. —— Über die Chernetiden oder Pseudoskorpione. Verhandl. des naturhist. Vereins der preuß. Rheinlande etc. Sitzungsberichte. 44. Jahrg. 1887. Bonn.
3. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.
4. J. Carrière, Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachniden. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.
5. V. Graber, Über das unicorneale Tracheaten- und speciell das Arachniden- und Myriapodenauge. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1879. Bonn.
6. H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
7. —— Über die Augen einiger Myriapoden. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880. Bonn.
8. —— Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. Natur. Gesellschaft Halle. Bd. XVI. 1884.
9. H. Henking, Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zoolog. Jahrbücher. Abth. für System. Bd. III. 1888. Jena.
10. Kishinouye, On the Development of Araneina. Journ. of the Coll. of Sci. Imperial Univers. Japan. Vol. IV. Part. 1. 1891.
11. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892.
12. Ray Lankester and Bourne, The minute structure of the lateral and the central Eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. XXIII. N. ser. 1883.
13. F. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jahrg. 1855. Berlin.
14. —— Über das Nervensystem der Afterspinne (Phalangium). Archiv f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Jahrg. 1862. Leipzig.
15. —— Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
16. W. Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Harv. Coll. Vol. XII. No. 3. Cambridge 1886.
17. E. L. Mark, Simple Eyes in Arthropods. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harv. Coll. Cambridge. Vol. XII. No. 3. 1887.
18. G. H. Parker, The Eyes in Scorpions. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harv. Coll. Cambridge. Vol. XIII. No. 6. 1887.
19. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitth. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VI. Berlin 1886.
20. —— Studies on the Eyes of Arthropods. 1. Develop. of the Eyes of Vespa, with Observ. on the Ocelli of some Insects. Journal of Morph. Vol. I. Boston 1887.

20a. —— Segmental Sense-Organs of Arthropods. Journ. of Morph. Vol. II. Boston 1887.

21. F. Plateau, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes (deuxième partie). Vision chez les Arachnides. Bulletins de l'Acad. Royale des Sci. etc. de Belgique. 57. Ann. 3. Sér. T. XIV. 1887.
22. F. Purcell, Über den Bau und die Entwicklung der Phalangidenaugen (Vorläufige Mittheilung). Zool. Anz. 15. Jahrg. 1892.
22a. —— Über den Bau der Phalangidenaugen. Inaug.-Diss. Berlin 1894. (Diese Dissertation bildet nur einen Theil der vorliegenden Abhandlung.)
23. G. Saint-Remy, Contribution a l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates. Arch. de Zool. exp. et gén. 2. série. T. V bis Suppl. 1887.
24. E. Simon, Les Arachnides de France. T. VII. Paris 1879. 8^0.
25. M. Stefanowska, La Disposition Histologique du Pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète. Recueil zoolog. Suisse. T. V. 1890.
26. G. R. u. L. C. Treviranus, Vermischte Schriften anatomischen u. physiologischen Inhalts. Bd. I. Göttingen 1816.
27. A. Tulk, Upon the Anatomy of Phalangium opilio. Ann. of Nat. Hist. Vol. XII. 1843.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung einiger wiederholt vorkommender Buchstaben:

c, centrale Zelle;
c^1, c^2, c^3, c^I, c^{II}, c^{III}, die drei Plasmastränge, in welche die centrale Zelle in der Rhabdomgegend getheilt ist;
cr, Rhabdomer der centralen Zelle;
dist, distaler Abschnitt des Rhabdoms;
hin, Hinterseite des Auges;
k, k^1 etc., Kerne;
lat, laterale Seite des Auges;
med, mediale Seite des Auges;
ml, Mittellamelle (Mittellinie) des Rhabdoms;
nf, Nervenfaser;
$\left.\begin{array}{l} p^1, p^2, p^3, \\ p^I, p^{II}, p^{III}, \end{array}\right\}$ die drei peripheren Zellen einer Retinula;
pg, Pigmentkörner;
pr, Rhabdomer einer peripheren Zelle;
prox, proximaler Abschnitt des Rhabdoms;
sl, Seitenlamelle (Seitenlinie) des Rhabdoms;
vor, Vorderseite des Auges.

NB. Die eingeklammerten Buchstaben und römischen Zahlen bedeuten die Kombination der Zeiss'schen Objektive und Oculare, mit denen die den Figuren beigefügte Zahl der Vergrößerung erzielt wurde. Alle Figuren sind mit dem Winkel'schen Zeichenapparat entworfen. In den Fig. 1—8 sind die Rhabdome blau kolorirt und es ist damit möglichst genau die Hämatoxylinfärbung in den Präparaten wiedergegeben.

Tafel I.

Fig. 1. Leiobunum rotundum Latr. Schema einer ganzen Retinula, kombinirt aus einer lückenlosen Serie von 24 Schnitten durch eine und dieselbe Retinula. Die wirkliche Dicke der Schnitte (3,5 μ) wurde dabei berücksichtigt, so dass die Figur ein ziemlich genaues Bild einer Retinula giebt. Die parallelen Querlinien auf der linken Seite zeigen die Grenzen zwischen zwei einander folgenden Schnitten an. 12 von den letzteren, deren Lage als 1*A* bis 1*M* links von Fig. 1 bezeichnet ist, sind in doppelt so großem Maßstabe in den Fig. 1*A* bis 1*M* dargestellt; nur die centrale Zelle (*c*) und zwei periphere Zellen (p^2 und p^3) sind zu sehen, die dritte periphere ist hinter den übrigen verborgen.

Fig. 1*A* bis 1*M*. Leiobunum rotundum (Immers. 1/18, IV). Alkoh. Pikrinsäure, Hämatoxylin. 12 Querschnitte durch eine und dieselbe Retinula (vgl. Fig. 1). Die Buchstaben p^1, p^2, p^3, c^1, c^2, c^3 gelten für dieselben Zellen in jedem Schnitt; die Rhabdomere der peripheren Zellen sind dunkelblau, das der centralen Zelle hellblau.

Fig. 1*A* geht durch den Kern (*k*) der centralen Zelle.

Fig. 1*B*, durch die Kerne (*k*) der peripheren Zellen.

Fig. 1*C* u. 1*D*, durch den verdünnten Theil der centralen Zelle.

Fig. 1*E* liegt unmittelbar proximal vom Rhabdom; die centrale Zelle erscheint in diesem Theil voluminöser und dreiseitig.

Fig. 1*F*, durch das äußerste proximale Ende des Rhabdoms; eines der peripheren Rhabdomere (der Zelle p^1) ist noch von den übrigen getrennt.

Fig. 1*G* u. 1*H* sind typisch für den proximalen Abschnitt des Rhabdoms.

Fig. 1*I* liegt an der Grenze zwischen dem proximalen und distalen Abschnitte; die peripheren Rhabdomere, von p^2 und p^3, senken sich in das centrale Rhabdomer ein und treffen sich, so dass letzteres in zwei Theile gespalten wird.

Fig. 1*K*. Die Strahlen der peripheren Rhabdomere von p^2 und p^3 werden kürzer und das centrale wölbt sich in den angrenzenden Plasmastrang c^1 der centralen Zelle vor.

Fig. 1*L* u. 1*M*. Die beiden am weitesten distal liegenden Schnitte. In 1*M* sind die Strahlen von p^2 und p^3 verschwunden, und das Rhabdom ist seitlich komprimirt.

Fig. 2. Leiobunum rotundum Latr. (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt einer Retinula durch das äußerste distale Ende (entsprechend der Fig. 1*M*). Das centrale Rhabdomer ist gegen beide Plasmastränge c^{II} und c^{III} der centralen Zelle vorgewölbt, wodurch der Querschnitt des Rhabdoms die Form eines Kreuzes erhält.

Fig. 3. Leiobunum rotundum Latr. (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt einer Retinula auf der Grenze zwischen dem proximalen und distalen Abschnitt (wie Fig. 1*K*). Das centrale Rhabdomer ist in die drei Plasmastränge c^I, c^{II}, c^{III} der centralen Zelle vorgewölbt. Die Strahlen der peripheren Zellen p^I, p^{II} und p^{III} sind jetzt noch vorhanden, wodurch das Rhabdom eine sechsstrahlige Gestalt erhält.

Fig. 4. Leiobunum rotundum Latr. (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt durch das äußerste distale Ende einer Retinula; jedes der peripheren Rhabdomere ist in die Substanz des centralen Rhabdomers eingedrungen und hat das letztere in drei Stücke gespalten, die die Form von Strahlen angenommen haben.

Fig. 5. Opilio parietinus de Geer. Schema des distalen Theiles zweier

Retinulae, kombinirt in derselben Weise wie Fig. 1. Die als *1* und *2* bezeichneten Retinulae entsprechen in der Querschnittserie 5*A* bis 5*H* den Ret. *1* und Ret. *2*. Die Rhabdome sind in 12 Schnitte zerlegt, von denen vier dem distalen Abschnitt zukommen, der hier durch Brücken mit den benachbarten Rhabdomen verbunden ist (vgl. den Text p. 20). In dem proximalen Abschnitt stellt ein schmaler, hellblauer Streifen das centrale Rhabdomer dar.

Fig. 5*A* bis 5*H*. Opilio parietinus de Geer (Immers. 1/12, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Acht Querschnitte durch den distalen Theil ein und derselben Gruppe von vier Retinulae (als *1* bis *4* bezeichnet), von denen Ret. *1* und *2* in Fig. 5 rekonstruirt und auf $^8/_{10}$ verkleinert sind.

Fig. 5*A* und 5*B* liegen an der proximalen Seite des Rhabdoms; sie zeigen die charakteristische eckige Gestalt der centralen Zelle, deren Rhabdomer in 5*B* sichtbar ist.

Fig. 5*C* bis 5*E*, durch den proximalen Abschnitt des Rhabdoms, das hier fast ganz aus den dunkelblauen peripheren Rhabdomeren besteht, das centrale Rhabdomer ist nur in Form von schmalen hellblauen Streifen sichtbar.

Fig. 5*F* bis 5*H* durch den distalen Abschnitt des Rhabdoms, welcher hier hellblau gefärbt ist; die Bildung der die benachbarten Rhabdome verbindenden Brücken ist in 5*F* gezeigt, wo ein Theil des dunkelblauen proximalen Abschnittes noch zu sehen ist (in Ret. *3* und *4*).

Fig. 5*G* zeigt nur Ret. *4*.

Fig. 5*H* zeigt das Netzwerk von Rhabdomsubstanz; nur jene, welche zu den Retinulae *1*—*4* gehören, sind in der Figur blau kolorirt und stehen mittels 13 Brücken mit den benachbarten Rhabdomen in Verbindung. Die letzteren sind zur besseren Unterscheidung nur mit einem grauen Ton versehen. Nur die Zellen, welche der Ret. *4* angehören, sind eingezeichnet, um das starke Anwachsen der centralen Zelle und die hiermit einhergehende Größenabnahme der peripheren Zellen zu zeigen.

Tafel II.

Fig. 6. Acantholophus hispidus Herbst. Schema des distalen Theiles einer Retinula, kombinirt, in gleicher Weise wie Fig. 1, aus der Serie von Querschnitten Fig. 6*A* bis 6*G*; nur die centrale Zelle (*c*) und die peripheren Zellen p^2 und p^3 sind zu sehen. Das Rhabdom ist in 11 Schnitte zerlegt, von denen drei dem distalen Abschnitt angehören.

Fig. 6*A* bis 6*G*. Acantholophus hispidus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Acht Querschnitte durch den distalen Theil einer und derselben Retinula (rekonstruirt und reducirt auf die Hälfte in Fig. 6). Die Buchstaben p^1, p^2, p^3, c^1, c^2, c^3 bezeichnen immer dieselben Zellen in jedem Schnitt.

Fig. 6*A* liegt unmittelbar proximal vom Rhabdom.

Fig. 6*B* bis 6*E* gehen durch den proximalen Abschnitt, der hauptsächlich aus den dunkelblauen peripheren Rhabdomeren besteht; Reste von dem hellblauen centralen Rhabdomer sind in 6*B* und 6*C* zu sehen. Die hellblauen Theile, welche mit q^1, q^2 und q^3 bezeichnet sind, mit der Mittellinie in ihnen, gehören den peripheren und nicht dem centralen Rhabdomer an.

Fig. 6*F'* bis 6*G* sind durch den distalen Abschnitt des Rhabdoms geführt. Zu bemerken ist das plötzliche Anwachsen der centralen Zelle, welches besonders deutlich in Fig. 6*F'* und 6*F''* hervortritt. Diese beiden Figuren stellen die proximale und die distale Fläche ein und desselben Schnittes dar.

Fig. 7. Acantholophus hispidus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt durch den dünnsten Theil eines besonders stark verschmälerten Rhabdoms. Seine Lage entspricht Fig. 6*E*.

Fig. 8. Phalangium opilio L. (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt durch das äußerste distale Ende einer Retinula; die peripheren Rhabdomere sind dunkelblau kolorirt.

Fig. 9. Platybunus triangularis Herbst (Immers. 1/18, IV). Glanzkrystalle aus der Matrix der Retinalkapsel.

Fig. 10. Acantholophus hispidus (Immers. 1/12, I). Flemming'sche Flüssigkeit + Alkohol bei 45° C. Schnitt durch ein ganzes Auge, welcher parallel der Längsachse des Körpers, und zwar in derjenigen Richtung, welche in Fig. 11 durch die punktirte Linie *Fig. 10* bezeichnet ist, geführt wurde.

Fig. 11. Acantholophus hispidus (Immers. 1/12, I). Flemming'sche Flüssigkeit + Alkohol kalt. Schnitt durch ein ganzes Auge. Der Schnitt ist genau quer zur Längsachse des Körpers und rechtwinkelig zum Schnitt der Fig. 10 geführt. Der Schnitt enthält die Sehachse und theilt das Auge in zwei symmetrische Hälften. Der Pfeil zeigt die Medianebene des Körpers an, und die punktirte Linie die Richtung des Schnittes von Fig. 10. Rt^1 und $N.op^1$ bezeichnen die Lage der Retina und des N. opticus des anderen Auges, welches nicht eingezeichnet wurde. Sowohl diese Figur wie die vorhergehende sind nicht kombinirt, sondern mit der Camera genau je nach einem einzigen Schnitt gezeichnet.

Buchstaben der Fig. 10 und 11.

bm, Basalmembran der Hypodermis;
Ct^1, äußere
Ct^2, mittlere } Schicht der Körpercuticula;
Ct^3, innere
Ft, Fettgewebe;
Gl, Glaskörper;
Hy, Zellenlager der Hypodermis, mit Glanzkrystallen gefüllt;
Hy', do., ohne Krystalle;
k, Kerne der Retinazellen;
k^1, sehr kleine, runde Kerne im proximalen Theil der Retina, wahrscheinlich solche von centralen Zellen;
k^2, lange, abgeplattete Kerne zwischen den beiden Augen;
k^3, do., zwischen den Fasern des Opticus;
k^4, do., von der Scheide der Nervenfaserbündel im Auge;
L, Linse;
Mk, Querschnitt einer Muskelfaser;
Mx, dünne zellige Matrix der periretinalen Membran;
Nv, Nervenfaserschicht;
N.op I—V, Nervi optici;
peri.m, Periretinalmembran;
prae.m, Präretinalmembran, beide zusammen bilden die Retinalkapsel;
Pg^1, Pigmentzone der Mittelschicht der Cuticula;
Pg^2, Pigmentzone aus an der Peripherie des Glaskörpers gelegenen Hypodermiszellen gebildet;
Pg^3, periretinaler Pigmentring aus randständigen, nicht stäbchentragenden Zellen gebildet, zugleich ein Theil der Matrix der Periretinalmembran;

ph, stark lichtbrechende, den Phaosphären ähnliche Körper in den Hypodermiszellen;
Por, große Porenkanäle der Cuticula;
por, feine Porenkanäle der Cuticula und Linse;
Rm, Rhabdom;
Rt, Retina;
Tr, Trachea;
x, Stelle, wo die Basalmembran der Hypodermis und die periretinale Membran sich trennen;
zw.g, Gewebe, das den dreieckigen Raum zwischen der Retinalkapsel und den beiden Augen ausfüllt.

Fig. 12. Opilio parietinus (Immers. 1/12, I). Alkohol. Pikrinsäure. Schnitt durch die Retina eines rechten Auges, senkrecht zur Sehachse geführt; er zeigt die Anordnung der Rhabdome.

Fig. 13. Acantholophus hispidus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure bei 35° C. Proximaler Theil von drei Retinulazellen mit Phaosphären (*Ph*), welche wie in einer Vacuole (*vc*) liegen; die Plasmastruktur ist nur in eine der Zellen eingezeichnet.

Fig. 14*A*. Opilio parietinus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure. Querschnitt durch den proximalen Abschnitt eines Rhabdoms, welcher die Wabenstruktur zeigt; *sp*, künstlicher Spalt in der Mittellamelle (*ml*).

Fig. 14*B*. Opilio parietinus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrins. gesättigt bei 45° C. Querschnitt durch den proximalen Theil des Rhabdoms. Das centrale Rhabdomer (*cr*) ist durch gelöstes Pigment schwarz gefärbt, während die peripheren Rhabdomere (*pr*) ungefärbt sind.

Fig. 15. Opilio parietinus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Proximaler Theil eines abgeplatteten Rhabdoms, gesehen von der schmalen seitlichen Kante; *ql*, Querlamellen (Querlinien).

Fig. 16 u. 17. Acantholophus hispidus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, gesättigt bei 45° C. Querschnitte durch den proximalen Theil zweier Rhabdome. Das centrale Rhabdomer (*cr*) ist durch gelöstes Pigment schwarz gefärbt, während die peripheren Rhabdomere ungefärbt geblieben sind.

Fig. 18. Acantholophus hispidus (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt durch das proximale Ende eines Rhabdoms.

Fig. 19. Leiobunum rotundum Latr. (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Querschnitt durch das proximale Ende eines Rhabdoms; das centrale Rhabdomer (*cr*) ist hell gelassen.

Fig. 20. Schema, welches die Anordnung der Protoplasmawaben zeigt.

Fig. 21—24. Acantholophus hispidus. Retinazellen, macerirt in HALLER'scher Flüssigkeit.

Fig. 21 (F, I) Theil einer stark pigmentirten centralen Zelle (*c*) und einer peripheren Zelle (*p*), welche dem Rhabdom anliegt.

Fig. 22 (F, I). Eine Retinula; der den Kern enthaltende Theil einer der peripheren Zellen (p^1) ist abgebrochen.

Fig. 23 (Immers. 1/12, II). Eine periphere Zelle mit einem langen Stück einer anhängenden Nervenfaser (*nf*), bei *x* ist das Rhabdomer abgerissen.

Fig. 24 (F, I). Vier Retinazellen mit Stücken von anhängenden Nervenfasern (*nf*).

Fig. 25 (Immers. 1/18, IV). Alkohol. Pikrinsäure, Hämatoxylin. Übersicht der

Rhabdome von acht Phalangidenarten bei gleicher Vergrößerung gezeichnet. Die Schnitte sind durch den dicksten Theil (in der Nähe des proximalen Endes) des Rhabdoms geführt und zeigen die typischen Formen, die bei den verschiedenen Arten vorkommen.

A, platte Rhabdome der Acantholophusgruppe, welche vorzugsweise im vorderen lateralen Theil der Retina zu finden sind;

B, dreistrahlige Rhabdome bei allen Arten außer Platybunus;

C, kompakte dreiseitige Rhabdome von Phalangium, Acantholophus und Oligolophus; bei den beiden letzten Gattungen vorzugsweise im hinteren Theil der Retina;

D, kompakte cylindrische Rhabdome von Platybunus. Die eine dreistrahlige Figur bildenden Linien in den Rhabdomen stellen nur bei Platybunus die Grenzen zwischen den Rhabdomeren dar, bei allen anderen Arten aber sind sie die p. 24 beschriebenen Mittellinien.

Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speciell bei Trochosa singoriensis Laxm., nebst Anhang über die Crustaceenkiemen.

Von

Dr. **A. Jaworowski** in Lemberg.

Mit Tafel III und 2 Textfiguren.

Die Entwicklung der sogenannten Lungen der Arachniden war wegen der bei den Untersuchungen sich darbietenden Schwierigkeiten ungenau und nur theilweise ermittelt. Dies veranlasste, dass verschiedene Forscher theils auf dem vergleichend-anatomischen, theils auf dem entwicklungsgeschichtlichen, allenfalls mit Hypothesen verknüpften Wege über ihr Wesen und Enstehungsweise zum richtigen Schlusse gelangen wollten.

Leydig (18, p. 390) sagt bereits: »Was die sog. Lungen der Spinnen betrifft, so hat bereits Leuckart (17) mit aller Bestimmtheit ausgesprochen, dass diese Organe nichts Anderes sind als modificirte Tracheen. Ich sehe, dass der feinere Bau vollkommen der gleiche ist . . . . . .«.

O. Schmidt (28, p. 185) spricht sich diesbezüglich folgendermaßen aus: »Als eine Modifikation eines Büschels platter, unverästelter Tracheen kann man die sog. Lungen der Scorpioniden, Phryniden und Araneen betrachten, die eine auf der Lokalisirung des Apparates beruhende, oberflächliche Ähnlichkeit mit den gleichnamigen Organen der Wirbelthiere haben. Die Höhlungen (acht bei den Scorpioniden, vier bei den Phryniden und Mygaliden, zwei bei den übrigen Araneen), welche paarweise in den Hinterleibssegmenten liegen, und deren jede mit einer Spaltöffnung mündet, entsprechen den längeren oder kürzeren Stämmen, von denen die platten, bandförmigen, unverästelten Tracheen entspringen. Letzteren aber sind die blätterförmigen und ihrer Form wegen fächerförmig geordneten Hautduplikaturen, aus Chitin bestehend, homolog, welche auf der konvexen Fläche der Höhlen stehen, so dass von den Höhlen aus die Luft in sehr dünnen Schichten zwischen die Lamellen der einzelnen Blätter eindringt.«

Gleiche Anschauungen, dass die Höhlung der Tracheen den Hauptstamm, die Lamellen die Tracheenzweige bilden, finden wir in Lehrbüchern vor.

Dass der auf dem anatomisch-vergleichenden Wege gezogene Schluss ein unrichtiger zu nennen ist, ergiebt sich aus unseren entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen. Erwähnt sei jedoch vorerst, dass die Embryologen, die die Entwicklung der sog. Lungen verfolgten, über ihre Entstehungsweise verschiedener Meinung sind. Herold (9, Taf. I, Fig. 38), dem ältesten Spinnenembryologen, sowie Claparède (7, p. 58) war es bereits bekannt, dass die Bildung der sog. Lungen im embryonalen Zustande stattfindet, sie geben jedoch über ihre Entwicklung nichts Näheres an. Salenski (24) glaubt, dass die Bildung der sog. Lunge in Folge der Einstülpung des Abdominalanhanges zu Stande komme und eben so Bruce (6, p. 26), der wohl zuerst ein gewisses Stadium der Lungenentwicklung, namentlich die Lamellenbildung beobachtete, aber meint, dieselbe auf Grund Lankester's Theorie (15) der Entstehung der Lungen durch Einstülpung der Kiemen erklären zu dürfen. Locy (19, p. 89), Morin (23, p. 65) und Kishinouye (13, p. 70) führen richtig an, dass die sog. Lungen bei den Spinnen ektodermalen Ursprungs sind, sie geben jedoch nicht genau an, wie die einzelnen Lamellen derselben sich entwickelt haben. Gleicher Ansicht sind Metschnikoff (21, p. 225), Kowalewski und Schulgin (14, p. 532) bezüglich der Entstehung der Lungen aus dem Ektoderm, — der Erstere aber hebt auch hervor, dass beim Skorpion die Wandungen sich einfalten und auf diese Weise die Lamellen zu Stande kommen. Schimkewitz (25, p. 62 und 26, p. 316) gebührt das Verdienst, ein bestimmtes Stadium einer Embryonaltrachee, aus der sich die Lunge entwickelt, beobachtet zu haben. Dies sind seine eigenen Worte: »Mais les poumons des Araignées, qui se developpent par invagination de l'ectoderme, présentent pendant la vie embryonaire des vraies trachées en faisceaux, dont le tronc principal se divise en cinq branches secondaires, plongées dans la lacune sanguine.« Eine gleich ähnliche Angabe bezüglich der Lungentracheen findet sich auch in seiner letzten Arbeit (27, p. 561), welcher auch eine Zeichnung Fig. 1 auf Taf. XXII beigeschlossen wird. — Die Art und Weise also, wie aus den Embryonaltracheen die sog. Lungen sich entwickelt haben, blieb bis jetzt unermittelt, und dies hatte zur Folge, dass man ihre Entstehung nicht mehr aus den Tracheen, sondern aus den Kiemen eines Limulus ableiten wollte [v. **Beneden** (3 und 4), **Milne-Edwards** (22), **Lankester** (15), **Kingsley** (12), **Bruce** (6), **MacLeod** (20), **Kishinouye** (13), **Laurie** (16) u. A.].

Eingehende Untersuchungen bezüglich der Entwicklung der sog. Lungen der Arachniden führten mich zu folgenden Resultaten:

Nach der Reversion des Embryo von Trochosa singoriensis ist der Athmungsapparat, die sog. Lunge, bereits angelegt. An Sagittalschnitten späterer Stadien in ventro-dorsaler Richtung findet man am vorderen Theil des Abdomens unter dem Anhang des ersten Abdominalpaares gewöhnlich eine sackartige Einstülpung, deren Wände einander dicht anliegen. An etwas dickeren Schnitten gewahrt man jedoch, dass diese sackartige Einstülpung in der Dorsalrichtung sich verengt und in eine Röhre übergeht (Taf. III, Fig. 1), wie ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (11) zur Kenntnis brachte. Die sackartige Einstülpung bildet daselbst den Vorraum, die Röhre, in die derselbe übergeht, den Hauptstamm, und dieser wieder endigt, wie an den Schnitten ersichtlich, in zwei der Länge nach durchschnittenen Ästen, und noch einen dritten, der seitwärts gegen das Rückengefäß verläuft und daselbst weitere Zweige bildet.

An einem anderen Schnitte, Fig. 2, Taf. III bemerkt man ähnliche Verhältnisse, doch ist der Hauptstamm etwas kürzer und endigt mit wenigstens fünf Ästen, die sich im weiteren Verlaufe verzweigen.

An ziemlich dicken Schnitten ist es ersichtlich, dass der Hauptstamm immer in ein Büschel von Ästen übergeht, die in Folge ihrer Durchsichtigkeit und äußerst zarter Wandungen den Verlauf genau zu verfolgen schwer zulassen. Aus diesen und anderen Schnitten ist es jedoch klar, dass die sog. Lungen der Spinne im embryonalen Zustande vielfach verzweigte Tracheen sind, auf welche Thatsache, wie oben bemerkt, **Schimkewitz** zuerst hinwies.

Es sei hier von vorn herein bemerkt, dass die Tracheenäste nicht mit den Septalbändern zu verwechseln sind, da die ersteren im weiteren Verlauf von der Richtung derselben nach vorn ziemlich stark abweichen.

Um nun weiter die Frage, wie die sog. Lunge der Spinne aus der Embryonaltrachee mit der Zeit sich entwickelt haben mag, zu beantworten, müssen wir vor Allem den allgemeinen Bau und die Entwicklung einzelner Bestandtheile näher in Betracht ziehen.

Der Vorraum, zu dem die Stigmenöffnung unter dem Anhang des ersten Abdominalpaares führt, wird stark in die Quere erweitert; er bildet mit dem Hauptstamme einen Trichter. In dieser Erweiterung des Vorraumes gewahrt man bei gewöhnlicher Betrachtung senkrecht zum Tracheenverlauf mehrere Zellreihen, deren Zellkerne deutlich hervortreten. Gewiss nur diesen Theil der Embryonaltrachee hat LOCY (19, p. 89) beobachten können, wenn er schreibt, dass: »In sagittal sections of early stages the lungs appear as oblong plates of cells, the large oval nuclei of which are arranged in parallel rows (Pl. XI, Fig. 73)«, und ebenso konnte auch MORIN (23, p. 65 Fig. 27 und 31, Taf. II) veranlasst gewesen sein, an schiefen Querschnitten des Abdomens mit Recht anzunehmen, dass in der ektodermalen Einstülpung insbesondere am inneren blinden Ende die Zellen in mehreren Kreisen geordnet sich vorfinden. — An Frontalschnitten sehen wir, dass diese Theile mehr oder weniger trapezförmig sind und im Abdomen einen beträchtlichen Raum einnehmen und dass ihre Querausdehnung zur Längsache des Körpers eine geneigte ist (siehe Fig. 7, Taf. III). Bei näherer Betrachtung treten bei Heben und Senken des Mikroskoptubus neue Zellreihen, zwischen den bereits existirenden auf, ja es kommen zuweilen Zellen zum Vorschein, die an den Grenzen dieser Zellreihen zerstreut liegen. Bei genauer Orientirung gelangt man zum Schluss, dass diese Zellreihen durch parallele Einfaltungen der Vorraumwand entstanden sind, — in jüngeren Entwicklungsstadien der Embryonaltrachee hingegen sehr schwach angedeutet sind. Dass die Wand des Vorraumes, abgesehen von der cuticularen Innenwand einfach und nicht mehrschichtig ist, wie es MORIN annimmt, überzeugen uns insbesondere die Frontalschnitte. Daselbst sieht man ganz deutlich (Fig. 3—5, Taf. III) die einschichtige Lagerung der Zellen und die Faltung der aus ihnen gebildeten Haut, — die somit einer gefalteten Epithelmembran der Trachee entspricht. Die specielle Beobachtung an Sagittalschnitten ergiebt weiter, dass die Bildung der Falten, d. i. der Lamellen an der zunächst der Körperoberfläche gelegenen Wand in allen Fällen zuerst beginnt (Fig. 1 und 2, Taf. III), von da allmählich gegen den Hauptstamm der Trachee vorrückt, — und endlich ganz aufhört. Man findet daher an entsprechenden Schnitten bisweilen verschiedene Übergangsstadien wo die Außenlamellen zuweilen vollkommen entwickelt sind, während die Innenlamellen nur durch Zellreihen repräsentirt werden. Die Frontalschnitte (Fig. 3, Taf. III) hingegen beweisen, dass der Beginn der Lamellenentwicklung im Vorraume vorn, d. i. der dem Oralpol zugewendeten Seite stattfindet, und von da nach hinten stufenweise Übergänge bildet, bis die Zellen ebenfalls wie in Reihen (in Folge der schwachen Faltung der Vorraumwand) geordnet sind. Es ergiebt sich daraus, dass die Thätigkeit der meist energischen Faltung der Vorraumwand vorzüglich nahe der unteren Körperoberfläche, doch vorn beginnt, also nothwendigerweise an jener Stelle, wo dem Athmungsorgane das Blut in großem Maße zugeführt wird. — Diese Beobachtung stimmt zum Theil mit Angaben von Morin (23, p. 65) überein. Ihm gelang es zuerst zu konstatiren, dass die Bildung der respiratorischen Lamellen nicht überall gleichzeitig beginnt, und dass solche an der der Deckplatte zugewendeten Seite in der Entwicklung bereits weiter vorgeschritten waren. Auch Bertkau (5, p. 211 und 212) dürfte einen ähnlichen Fall vor sich gehabt haben. Es heißt bei ihm: »Mit dem Wachsthum der Spinne wächst auch der Luftsack und zwar stärker als das Stigma, so dass seine Spitze bald weit von demselben entfernt ist. Die erste Anlage eines Fächers zeigt sich in Auftreibungen des Bodens des Luftsackes, von diesen die jedesmalig jüngste dicht neben der nächst älteren entsteht und durch Intussusception neuen Bildungsmaterials wächst.« Um indessen die Frage, wer die Faltung der Vorraumwand bei den Spinnen zuerst beobachtet hatte, zu beantworten, möchte ich dieses Verdienst Bruce (6) zuschreiben. Derselbe stellt mittels Fig. LXXIX′ Taf. VI einen Schnitt vor, an dem man im Inneren der Einstülpung eine schön entwickelte Falte (respiratorische Lamelle) sieht, die er mit *L′* bezeichnet, er hat sie jedoch in Folge der Annahme der Lankester'schen Theorie der Entstehung der sog. Lungen aus den Kiemen nicht richtig gedeutet.

Zur Bildung einer respiratorischen Lamelle meint MacLeod (20, p. 8), Locy (37, p. 90) und eben so Kishinouye (13, p. 69), sind zwei Reihen von Zellen erforderlich, die die Wände eines hohlen Sackes bilden. Es ist wahr, dass die Wände der durch Faltung entstandenen Lamelle im optischen Querschnitt wie aus zwei Reihen von Zellen gebildet erscheinen (Fig. 5) und deren Kerne je nach dem Alter der respiratorischen Lamelle einander mehr oder weniger genähert sind, doch darf man nicht außer Acht lassen, dass der Vorraum, der einen Theil der embryonalen Trachee bildet, außerdem noch eine zweite Lage hat, die chitinöse Membran. MacLeod und Locy, denen die Entwicklung der respiratorischen Lamelle durch Faltung noch nicht bekannt war, sind der Ansicht, dass die Lamellarzellen eine dünne Chitinlage ausscheiden. Der Letztere schreibt: »The outer surface of each lamella is covered with a continuous thin chitinous secretion from these cells« und unterscheidet eben so wie MacLeod vorher an einer respiratorischen Lamelle zwei sie zusammensetzende chitinöse Membranen, eine Rücken- und eine Ventralmembran, die sich von einander im Wesentlichen dadurch unterscheiden, dass die Ventralmembran glatt und gleich dick ist, während die Dorsalmembran vorzüglich an den Rändern zahnähnliche Vorsprünge besitzt, die auf der anderen nicht anzutreffen sind. — Hiermit stimmen meine Untersuchungen nicht überein. Ich finde vielmehr, und dies bei den noch nicht ausgeschlüpften Embryonen, dass sowohl die

Außen- als auch die Innenseite (Rücken- und Ventralmembran MacLeod's) einer jeden Lamelle, die durch Faltung entstanden ist, noch durch eine Lage verstärkt ist, die gleichförmig mit äußerst zarten Körnchen besetzt ist, und die gleichfalls an den Rändern der respiratorischen Lamellen, wie es MacLeod und Locy beschreiben, am deutlichsten und zahnähnlich hervortreten können. Die Existenz dieser mit zahlreichen, körnchenähnlichen Protuberanzen besetzten, dabei allen respiratorischen Lamellen gemeinsamen Chitinmembran beweist, dass der Vorraum der Embryonaltracheen, der sich in die sog. Lunge umwandelt, im Wesentlichen denselben Bau aufweist, wie sonst die Tracheen auch bei anderen Spinnen (z. B. Lycosa saccata, siehe Leydig, 18, p. 390, Fig. 202 *D*) ihn haben. Da jedoch die Chitinmembran der Insektentracheen glatt ist und keine körnchenähnliche Protuberanzen aufweist, hat uns das Entstehen solcher bei Trochosa besonders interessirt, doch es gelang uns nicht zu konstatiren, ob die Embryonaleihaut, die den ganzen Embryo umkleidet und unter dem Abdominalfüßchen eine tiefere Einstülpung bildet wie Fig. 11 darstellt, die respiratorischen Lamellen überdeckt.

Eine respiratorische, allenfalls in der Entwicklung weit vorgeschrittene Lamelle beschreibt Locy genauer, aber ähnlich wie MacLeod. Bei dem Ersteren heißt es, die Kerne der parallelen Reihen unterliegen der Formveränderung, sie verflachen sich auf der einen Seite und werden konvex auf der anderen, wobei sie so geordnet sind, dass die konvexen nach dem Inneren der Lamelle gerichteten Oberflächen aller Nuclei in einer Reihe direkt entgegengesetzt waren den konvexen Oberflächen derselben Zahl Nuclei der anliegenden Reihe, dass die Anzahl der Zellen in den Reihen übereinstimmt, und da sie mit einander verschmolzen zu sein scheinen, Säulen einer protoplasmatischen Substanz bilden, die die Wände der Lamelle verbindet.

Locy war es also, ähnlich wie bei erwachsenen Spinnen MacLeod bekannt, dass der Raum der respiratorischen Lamelle im embryonalen Zustande durch kurze, zweizellige Säulen in Intervallen unterbrochen ist, dass das Blut zu den respiratorischen Lamellen freien Zutritt hat, indem er nicht nur die Blutkörperchen daselbst, sondern auch das koagulirte Plasma des Blutes, welches die Höhlen der Lamellen mehr oder weniger komplet ausfüllte, gesehen hat, — wir finden jedoch keine näheren Angaben, wie diese Zellreihen sich entwickelt haben. Die Angabe, dass die Zellen der zwei Schichten sich so ordnen, dass je zwei von ihnen sich mit einander verbinden und zweizellige Säulen darstellen, die später aus einander rücken, bezieht sich auf den letzten Entwicklungsprocess der respiratorischen Lamelle.

An den durch Faltung in der Entstehung begriffenen respiratorischen Lamellen bei Trochosa singoriensis befanden sich die Kerne in je einer Reihe geordnet (Fig. 6). Sie waren 0,0076—0,0114 mm groß, rund, aber meist elliptisch, abgeplattet und gewöhnlich mit mehreren Kernkörperchen versehen. Ihre Anzahl zur Bildung einer respiratorischen Lamelle an den Schnitten verschiedener Embryonen schien verschieden groß zu sein, doch war sie stets zunehmend in der hinteren Region des Vorraumes, wo sie im optischen Querschnitt in Folge einer anderen Stellung sich auch kleiner darstellten. Das Protoplasma einzelner Zellen, denen die Kerne angehören, scheint wie verflossen zu sein, wenigstens sind die Grenzen der Zellen nicht sichtbar. Auch in einem etwas späteren Stadium, wenn die respiratorische Lamelle durch Faltung bereits gebildet ist, und ihre Wände im optischen Querschnitt durch zwei Reihen von Kernen repräsentirt werden, ist der Kontour der Zellen noch unsichtbar. Dieser Fall tritt erst dann ein, wenn die sog. Lunge ihrer vollkommenen Entwicklung sich nähert, wenn der Hauptstamm der Trachee sammt seinen Verzweigungen rudimentär wird (Fig. 8) oder ganz verschwindet.

Die ersten Entwicklungsvorgänge der respiratorischen Lamelle lassen sich an den Frontalschnitten ermitteln. Fig. 5, Taf. III stellt uns vier (*a*—*d*) durch Faltung der Wand entstandene Lamellen vor. In der ersten Lamelle *a* sind die Kerne der Epithelzellen einander noch sehr genähert, aber sie bilden dennoch zwei Reihen, — in der Lamelle *b* treten die Kerne oben einander näher und berühren sich, unten aber gehen sie aus einander, ihr Zwischenraum ist ähnlich wie in der vorhergehenden respiratorischen Lamelle mit einer protoplasmatischen Substanz ausgefüllt. In der Lamelle *c* gehen die Kerne auch in ihrer Querrichtung aus einander. Dies das Bild bei derselben Einstellung des Tubus, durch Heben und Senken desselben jedoch nähern sich die Wände und damit ihre Kerne, oder gehen aus einander. Bei näherer Orientirung gelangt man zur Überzeugung, dass die Kerne der in Entwicklung begriffenen respiratorischen Lamellen Anfangs gewöhnlich dicht neben einander stehen, später aber während der weiteren Entwicklung, insbesondere durch das Wachsthum der Lamelle veranlasst, aus einander treten. In mehreren Fällen konnte ich mit Sicherheit konstatiren, dass in den respiratorischen Lamellen freie Räume zwischen den einzelnen Zellen sich allmählich bilden, dass die Kerne den Wänden nicht immer dicht anliegen, sowie in dem die Chitinmembran überkleidenden Protoplasma nicht einzeln, sondern auch zu je zwei beiderseits sich vorfinden, ein Fall, der später entweder selten, oder gar nicht mehr angetroffen wird. Sie behielten ihre ursprüngliche Größe, waren abgeplattet und dabei elliptisch. Ihre Stellung zu einander war eine verschiedene, oft unter einem Winkel zu einander geneigt, zu beiden Seiten jedoch der respiratorischen Lamelle eine gleiche. Das Protoplasma, das sie allseits umgab, war feinkörnig und entsprechend vertreten. An Fig. 12 sind diesbezügliche sechs respiratorische Lamellen abgebildet. In den drei ersten Lamellen war die Vertheilung der Kerne eine solche, wie sie Locy beschreibt. Sie sind mit konvexen Flächen nach dem Inneren der Lamelle zu einander gewendet und stehen einander gegenüber. Das Protoplasma beider Zellen, in dem sie eingebettet liegen, steht quer zur Längsrichtung der Lamelle in Verbindung. In den drei übrigen Lamellen ist die Vertheilung der Zellkerne eine noch unregelmäßige, einerseits sind die Hohlräume, die für den Zutritt des Blutes gebildet werden, bald größer, bald kleiner, andererseits ist die Anzahl der Zellkerne verschieden. Bei α, δ und $\varkappa$ sind die Kerne bereits normal vertheilt, die Fortsätze des sie umgebenden Protoplasmas stehen mit einander in Verbindung, sind dabei bedeutend breiter als in den ersten zwei vorhergehenden Lamellen, — bei γ und ζ stehen je zwei Kerne auf der einen Seite und ein Kern auf der anderen, eine Erscheinung, die vielleicht durch den Schnitt zu erklären ist, — bei β, ε und ι sind aber mehrere Kerne vorhanden, sie treten später aus einander, wenn sich ein neuer Hohlraum bildet, der in allen Fällen Anfangs rundlich oder elliptisch, wie bei $\varkappa$, später bei zunehmendem Auseinandertreten der Zellen stark länglich wird. Die unregelmäßige Vertheilung der Kerne an den Wänden der respiratorischen Lamelle ist manches Mal auch im postembryonalen Zustande anzutreffen, wofür die Angabe von MacLeod (21) spricht, der bei gewissen Spinnen ihrer zu je zwei, aber auch, doch selten, zu drei findet.

Locy und eben so MacLeod war es bekannt, dass entgegengesetzte Zellen durch protoplasmatische Fortsätze mit einander nur in die Quere verbunden waren. Es ist mir indessen auf jüngeren Entwicklungsstadien zu konstatiren gelungen, dass die Protoplasmafortsätze der Zelle auch in der Längsrichtung Fig. 8, 12 u. 17 mit einander in Verbindung stehen, dass somit die amöboiden Zellen zwischen den Chitinmembranen ein Netzwerk bilden, durch dessen Maschen die Blutkörperchen bis an die Lamellenwand kommen. Es sei hier noch bemerkt, dass einzelne Arme dieser sternförmigen Zellen zuweilen fehlen können.

Bei den eben ausgeschlüpften Individuen ist die Gestalt und die Größe der Kerne noch eine sehr wechselnde. Bald besitzt der Kern α Fig. 7 zwei Kernkörperchen, ist dabei 0,0076 mm lang und 0,0038 mm breit, bald liegen ganz kleine Kerne α_1 neben einander und sind von durchschnittlicher Größe 0,0028 mm ohne Kernkörperchen, — bald wieder γ und δ ist der Kern von typischer Gestalt, wie ihn Locy beschreibt, indem er aus mehreren Kernkörperchen besteht und an der Wandseite abgeplattet und an der Innenseite konvex ist, bald wieder ε und η liegen zwei Kerne mit Kernkörperchen neben einander, und nicht weit davon zwei Haufen Kerne ohne Kernköperchen ζ. In Anbetracht dessen, dass die typischen Kerne der Zellen mit mehreren Kernkörperchen versehen sind und auch ihre Größe eine bedeutende ist, während in den Fällen α, ζ und ϑ nur kleinere Kerne ohne Kernkörperchen vorhanden sind, bin ich geneigt anzunehmen, dass der Epithelkern der Trachee, somit die Zellkerne der respiratorischen Lamelle zusammengesetzt sind, und dass im Verlauf weiterer Entwicklung derselbe einem Zerfalle anheimfällt.

Die Gestalt einzelner respiratorischer Lamellen während der Entwicklung ist eine ziemlich verschiedene. Vorzüglich sind die in das Lumen vorspringenden Kanten mehr oder weniger (Fig. 1 u. 2) wellenförmig. In gewissen Fällen sind die der Bauchseite zunächst liegenden Lamellen stark wellenförmig, während die weiter entlegenen diesen Charakter immer mehr verlieren (Fig. 9, 14—16), und noch in anderen Fällen ist die Kante der respiratorischen Lamelle höckerig (Fig. 8).

Der Hauptstamm der Embryonaltrachee (Fig. 1 u. 2) ist bald länger, bald kürzer, was von dem Entwicklungsgrad der sog. Lunge abhängig sein muss. An seinen Wänden sind die Kerne der Epithelzellen gewöhnlich sichtbar, sie sind jedoch kleiner als die Kerne des Epithels der respiratorischen Lamellen, was durch regressive Entwicklung zu begründen ist. Körnchen, die die Oberfläche der Chitinmembran bedecken, konnte ich daselbst nicht auffinden.

Die aus dem Hauptstamme dorsalwärts entspringenden Äste dringen seitwärts bis an das Rückengefäß vor und zerfallen daselbst in ganz kleine Ästchen. In allen Fällen bestehen sie nur aus einer zarten, durchsichtigen, homogenen Membran, welche zuweilen bei guter Beleuchtung und entsprechender Vergrößerung ein solches Bild der Chitinmembran mit Vorsprüngen nach innen gestattet, wie Leydig (p. 390) für Tetragnatha anführt und es die Fig. 6* vorstellt. Damit will ich durchaus nicht die Existenz der Epithelmembran an den Ästen der Tracheen anderer Spinnen in Zweifel ziehen, da Schimkewitz (25, p. 62) sie beobachtete und angiebt, dass eine solche aus sehr abgeplatteten und sehr zerstreut liegenden Zellen besteht.

Es ist also ersichtlich, dass der Bau des Vorraumes, des Hauptstammes und der Zweige wesentlich ein verschiedener ist, dass somit die Rückbildung der Embryonaltrachee von den Ästen sammt Zweigen ab beginnt und an dem Hauptstamme endet. Der Vorraum der Embryonaltrachee allein wird zur sog. Lunge der Spinne. An der Grenze zwischen den beiden ersten Hauptbestandtheilen findet sich schief aufwärts ein lamellenartiger Vorsprung *di* Fig. 6, der die sog. Lunge dorsalwärts verschließt. Die Reste des Hauptstammes und der Äste degeneriren und im Verlauf der weiteren Entwicklung der Spinne verschwinden sie ganz.

Bei dem Umstand, dass die Rückbildung der Embryonaltrachee bei Trochosa singoriensis von den äußersten Enden beginnt, und im Vorraum behufs Entwicklung der sog. Lungen durch zum Längsverlauf der Trachee senkrechte Faltung der Wände neue Erscheinungen auftreten, liegt der Gedanke nahe, dass die Querstreifung der Tracheen bei den Tracheaten nicht durch einfache Verdickung der Chitinmembran, sondern durch äußerst zarte Lamellenbildung zu Stande kommt. Diese Ansicht findet vorzüglich darin die Stütze, dass bei Chironomus z. B. und anderen verwandten Wasserinsektenlarven die Tracheen Anfangs als ganz zarte, homogene Röhren sich repräsentiren, und erst später vielleicht in Folge raschen Wachsthums der Trachee in ihrer Längsrichtung die Streifung erhalten. Die Faltung der Chitinmembran und eine nachherige oder gleichzeitig um sich greifende Verdickung derselben dürfte hier Platz haben. Wenn also bei gewissen Spinnen (z. B. Lycosa saccata) an den Tracheen die Streifung nicht mehr vorhanden ist, so ist diese Thatsache so zu erklären, dass die Faltung an der ganzen Trachee überhaupt nicht zu Stande kam, — oder in Folge der Rückbildung der Embryonaltrachee verschwand.

Der Muskelapparat des Vorraumes der Embryonaltrachee bildet sich noch vor Abschluss der Entwicklung der sog. Lunge der Spinne. Er besteht aus zweierlei Muskeln; die einen zerspalten ziehen sich zum Anheftungspunkt an die respiratorischen Lamellen Fig. 13, sind ganz durchsichtig, und ihre Fasern enthalten Muskelkerne, — die anderen Fig. 15 sind bedeutend lang, und an dem Anheftungspunkt an die Lunge stark verdickt. In beiden Fällen schwimmen sie im Blutraum, welcher dorsalwärts aus der Vereinigung zweier Blutströme gebildet wird (Fig. 16 α, β, γ). — Am Frontalschnitt bemerkt man die Muskeln nur im unteren Theil (Fig. 3 und 5). — Mit Rücksicht auf den ektodermalen Ursprung der Trachee einerseits und die Anheftung dieser Muskeln andererseits müssen wir beide eben angeführten Arten von Muskeln in genetischer Hinsicht zu den modificirten Hautmuskeln zuzählen.

Die Anheftung der Hautmuskeln an den Vorraum der Embryonaltrachee ist nicht nur der Trochosa eigenthümlich, sie findet auch bei anderen Spinnen statt, wo er sich in die sog. Lunge umwandelt, ja solche Muskeln kommen auch an den in Lungen nicht umgebildeten Tracheen vor. MacLeod (p. 27, Fig. 7) beschreibt die letzteren von

Argyroneta, und ihre Anwesenheit an dem Vorraum der hinter den sog. Lungen liegenden Tracheen bei dieser Spinne scheint mir den Beweis zu liefern, dass die Muskulatur der sog. Lunge nicht erst in Folge der Rückbildung der Embryonaltrachee sich entwickelt hat, sondern eben ihre Entwicklung die Rückbildung der Trachee herbeiführen konnte. Das Eingehen des Hauptstammes sammt seinen Ästen auf Grund der Ernährung der Spinnen vom Blute niederer Thiere zu erklären scheint nicht stichhaltig zu sein, da bei Ixodes ricinus die Tracheen wohl entwickelt sind.

In allen Fällen, wie aus Fig. 1 und 2 ersichtlich, ist sowohl die sog. Lunge, als auch der ganze Rest der Tracheen von zahlreichen vacuolenartigen Gebilden verschiedener Größe, die zuweilen schaumartig aussehen, so wie von Blutzellen, umgeben.

Wir sehen also, wie die sog. Lunge aus dem Vorraum der Embryonaltrachee[1] entstand, demgemäß muss Salenski's sowie Bruce's Ansicht, dass sie durch Einstülpung des Abdominalfüßchens und nachherige Umbildung desselben in die sog. Lunge entstehe, als eine irrige bezeichnet werden. Wir müssen vielmehr Morin's (p. 47) sowie Kishinouye's (p. 70) Beobachtungen für richtig annehmen, dass das Abdominalfüßchen sich abplattet und zum Operculum der sog. Lunge wird.

Die Stigmenöffnungen der Tracheen und der sog. Lungen liegen bei verschiedenen Arachniden im ausgebildeten Zustande nicht nur am Abdomen, wie die Kiemen bei Limulus, sondern auch am Cephalothorax. Bei Trombidium finden sich die Stigmen neben den Mundwerkzeugen, bei Myobia, Hydrachnida, Acarina und einigen Phalangiden am Thoraxtheile und am Abdomen, bei den anderen Arachniden nur am Abdomen. Diese Entwicklungsweise der Stigmen längs des ganzen Körpers bei den Arachniden spricht ausreichend dafür, dass diese Thiere den Tracheaten zuzuzählen sind.

In Anbetracht dessen, dass die Tracheen bei Trochosa singoriensis Laxm. wirklich der Rückbildung unterliegen, können wir annehmen, dass bei Linguatulida, Tardigrada und einem Theil der Acarina die Tracheen ganz verschwunden sind (oder sich gar nicht entwickelten), dass bei einem anderen Theil der Acarina, Phalangida, Pseudoscorpionidae und Solifugae die Tracheen normal entwickelt, und bei Araneina verschieden ausgebildet sind. Bei den letzteren, insbesondere mit einem Paar wohlentwickelter sog. Lungen, können hinter diesen auch nor-

---

[1] Die Entwicklung der Embryonaltrachee bei den Spinnen stimmt in allen Hauptmomenten mit der der Insekten nach Graber (8) überein, die Trachee erweitert sich jedoch sehr frühzeitig zu eben erwähntem Vorraum, d. i. zur Bildung der sog. Lunge.

mal entwickelte Tracheen vorkommen, wie bei Argyroneta, Segestria, Dysdera, — bei Spinnen, die mit zwei Paar sog. Lungen athmen, sind die Tracheen nicht mehr vorhanden. Meine Vermuthung (10), dass die Di- und Tetrapneumones auf polystigmatische Formen zurückzuführen wären, ist somit eine höchst wahrscheinliche. Der Grad dieser Wahrscheinlichkeit wird auch noch durch den Umstand gesteigert, dass bei den Spinnen die Abdominalanhänge sich vorfinden, die die Stigmen bedecken, und die Tracheen in Rückbildung begriffen sind. Als Anzahl der Abdominalanhänge bei den Spinnen werden nach BALFOUR (1, 2) allgemein vier Paar angegeben, CLAPARÈDE (7, Fig. 37) zeichnet ihrer bei Clubione sechs, ich fand hingegen bei Trochosa singoriensis fünf Paar vor und sagte dabei (10): ».... charakteristisch ist es, dass solche im Allgemeinen nach hinten zu immer kleiner werden, so dass das fünfte Paar am sechsten Abdominalsegment ganz verkümmert erscheint.« Diese Beobachtung, dass am sechsten Segment der Abdominalanhang weit schwächer entwickelt ist, stimmt mit der von KORSCHELT und HEIDER (13a, p. 582) später gemachten überein. Der letztere Umstand leitet uns auf den Gedanken, dass unter einem jeden Abdominalanhang der Spinnen, wie verkümmert er auch ist, das Stigma oder die Rückbildung der Trachee noch anzutreffen sein wird, wie ich auch wirklich eine solche bei Trochosa unter dem zweiten Abdominalanhangspaar gefunden zu haben glaube, und dass weiter die Rückbildung der Tracheen am Stamme von hinten nach vorn stattfand. Die Existenz der Abdominalanhänge bei den Insekten und Arachniden, sowie das Auftreten der Tracheenstigmen am ganzen Stamm spricht nicht nur für ihre Verwandtschaft mit einander, sondern auch in phylogenetischer Hinsicht für die Ableitung derselben aus einem ähnlichen, doch nicht gleichen aber heteropoden und polytracheaten Stamme.

Die Ansicht der Embryologen somit, dass die sog. Lunge und die Tracheen der Arachniden ganz heterogenen Ursprungs sind, wird sich auch in dem Falle nicht erhalten können, wenn die Tracheenäste nicht mehr entdeckt werden sollten, da die Funktion des ganzen Athmungsapparates bereits auf der Lokalisirung beruht, und die übrigen Theile der Tracheen von jeher dem Schwund sich nahen konnten. Ich glaube nunmehr, dass es aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen nothwendig ist, den Terminus Lunge oder Lungentrachee aus der Wissenschaft zu eliminiren, und die Tracheen der vollkommen entwickelten Arachniden in Sack- oder Fächertracheen und in verzweigte Tracheen (Baumtracheen) einzutheilen.

Schlussfolgerung.

Der Beweis, dass die sog. Lunge bei den Spinnen aus einem Theil der Embryonaltrachee entsteht, führt uns um einen Schritt weiter, die bekannte Theorie, dass sie aus den Kiemen etwa eines Limulus entstanden, nicht zu billigen. Es liegt aber der Gedanke nahe, dass Limulus, der fast in allen Körpertheilen die Arachnidennatur verräth, auch in dem Athmungsorgan, wie dies MacLeod zutreffend schildert, dennoch eine gewisse Beziehung zu Spinnenthieren haben müsse.

Um nun endlich auch diese Frage zu lösen, so beachten wir vorerst, dass die sog. Lungenlamellen der Spinnen, wie dies MacLeod zeigte, den Kiemen an der Hinterseite der Extremität des Limulus homolog sind, dass ihr Bau ein gleicher ist und endlich, dass auch die Anlage des ganzen Athmungsapparates gleich hinter der Extremität stattfindet, ferner dass nach Kingsley (12a, p. 16 Fig. 37 und 38) die Kiemen des Limulus bei der Anlage etwas unter das Niveau der Ventralfläche eingesenkt werden, und können dann ohne Weiters die bestehende Annahme billigen, dass die sog. Lunge für die Kiemen gelten könne. Da die Ableitung der Spinnenlunge auf Grund ihrer Entwicklung aus den Kiemen des Limulus unmöglich ist, so wollen wir vorerst versuchen, ob der umgekehrte Fall stattfinden könne, d. h. wir müssen gewisse Beweisgründe vorführen, dass Limulus kein Krebs, sondern ursprünglich ein Landthier gewesen ist. Genaue diesbezügliche Erörterungen liefert Simroth (41), und ich erlaube mir auf den Inhalt dieses Werkes zu verweisen. Nach ihm ist Limulus zweifelsohne ein Landthier, das sich an das Wasser angepasst und bis heute gewisser biologischen Momente nicht entledigt hat. So heißt es dort (p. 250—252): »Morphologisch durch das Trilobitenstadium ihrer frei im Meere schwimmenden Larven mit diesen, den Trilobiten, wenigstens einigermaßen verknüpft auf der einen Seite, auf der anderen den Merostomen nächstverwandt, weisen sie biologisch entschieden auf früheres Landleben ihrer Vorfahren hin; die Begattung findet auf dem Lande statt, die Eiablage geschieht in der höchsten Fluthlinie im Sand. Wie man von unseren Seeschildkröten etwa den terrestrischen Ursprung als selbstverständlich ansieht wegen der auf dem Lande vollzogenen Fortpflanzung, so muss man bei den Xiphosuren auf dieses Merkmal um so mehr Gewicht legen, als es ihrer ganzen Organisation wenigstens der ihrer Athemwerkzeuge, zu widersprechen scheint. — Mit anderen Worten: die letzten lebenden Vertreter der Xiphosuren, Merostomen und Trilobiten weisen auf das Land zurück.«

Ist Limulus ein Landthier gewesen, so konnte es nur ein Arachnid repräsentiren, d. h. ebenfalls einen Arthropoden, der durch Tracheen bezw. durch Lungen athmete. Diese Thatsache unterstützt eben die Entwicklung der Kiemen.

Bei diesem Spinnenthier, das sich an das Wasserleben anpasste, musste einst das Wasser statt der Luft in die Lungenhöhle hineinströmen, und in Folge dessen aus physikalischen Gründen dürfte das Stigma in gleichem Maße sich erweitern. Eine derartige Anpassung ist jedoch zulässig, da es bereits (39) endgültig festgestellt ist, dass eine echte Lunge bei Schnecken auch als Kieme fungiren kann. Das Anpassen des Athmungsorgans bei Limulus an das Wasser war noch zu jener Zeit möglich, als dieses Spinnenthier noch eine größere Anzahl von Lungenpaaren als die heut lebenden besaß, und dies begründet auch, warum Argyroneta und gewisse Milben echte Wasserthiere nicht sein können.

Ich habe schon oben bemerkt, dass die Entwicklung der Lamellen des Athmungsapparates bei Trochosa vorzüglich vorn stattfindet, während die übrigen Lamellen rückwärts in verschiedenen Übergängen, aber immer schwächer entwickelt erscheinen. Gleiches, wenn auch nur vorn, ist bei Limulus zu ersehen. Kingsley verdanken wir nämlich die Beobachtung, dass die Anlage der Kiemen unter das Niveau der Ventralfläche eingesenkt stattfindet, d. h. dass auch bei Limulus die Überreste der sog. Lungenhöhle während der Entwicklung vorhanden sind und dass an ihrer Vorderseite sich noch die Respirationslamellen bilden, die, um die Wasserathmung zu erleichtern, gleichzeitig mit der Extremität über die Ventralfläche sich erheben. Fig. 37 und 38, Taf. XXXIX, die Kingsley vorführt, sprechen noch für die Identität gleichen Baues und gleicher Entwicklung der Kiemen und Lungen bei Limulus und Spinnen, denn daselbst sind die durch Faltung entstandenen und dem distalen Ende zugewendeten Kiemen größer als die nächstfolgenden, ein ähnlicher Entwicklungsvorgang wie bei der Entstehung der Lungenlamellen. Fig. 38 beweist uns aber auch, dass die Entwicklung der Kiemen an allen Extremitäten nicht gleichartig stattfindet, dass somit die Limulusspinne ursprünglich die Lungenhöhle auch nicht im gleichen Maße entwickelt besaß.

Wir sehen somit, dass bei der Annahme, dass die MacLeod'sche Theorie bezüglich der Respirationsorgane bei Limulus und Spinnen als die zutreffendste bezeichnet wird, wir für die Ableitung der Kiemen aus den sog. Lungen der Spinnen keinen Anstand finden und dass die Anpassung der luftathmenden Arthropoden an das echte Wasserleben möglich ist.

Dieser Fall der Möglichkeit der Umwandlung der Respirationslamellen sog. Lungen bei den Spinnen in die Kiemen bei Limulus veranlasst uns zur weiteren Umsicht nach ähnlichen Beispielen im Crustaceenreich.

Wir wollen zuerst die Anhaltspunkte besprechen, die auf dem vergleichend-anatomischen Wege die Thatsache aufklären.

Bei gewissen Amphipoden und zwar nach Wrześniowski (42) bei Boruta tenebrarum sind außer den Kiemensäckchen noch accessorische Kiemen vorhanden. Auch ich (35) fand die accessorischen Kiemen bei Niphargus leopoliensis mihi, zeichnete sie auf Taf. IV, Fig. 37 und 38, Taf. VIII, Fig. 75, bezeichnete sie aber im deutschen Résumé »als kleine Zapfen«. In beiden Fällen sind die Kiemen in der Längsrichtung an die Extremität angeheftet, und wenn wir diese mit denen des Limulus vergleichen, so finden wir, dass auch hier die dem distalen Ende der Extremität zunächstliegende Kieme größer ist als die vorhergehende, die der Verkümmerung anheimgefallen ist.

Verhältnisse, die sich auf den Urzustand der Limulusextremität beziehen, findet man, wie ich glaube, auch bei den Decapoden. Bei Astacus fluviatilis z. B. stehen die Kiemen in Gruppen von je dreien an jeder der Thoraxgliedmaßen vom dritten Kieferfuß bis zum vorletzten Gehfuß und noch zwei am zweiten Kieferfuß so, dass die dem distalen Ende der Extremität zunächst liegende Kieme, die Podobranchie, am stärksten entwickelt ist, während die zwei nächsten, die Arthrobranchien, stufenweise kleiner sind, ja außer diesen noch eine vierte (33, Fig. 15), die Pleurobranchie, rudimentär erscheint. Eine solche Lagerung der Kiemen einzelner Gruppen und zwar immer in der Richtung der Längenausdehnung der Extremität, sowie der Entwicklungsgrad der Kiemen, wenn sie auch etwas verschoben sind, geben uns dennoch das Bild einer Limulusextremität in den Hauptumrissen. Der Unterschied ist höchstens der, dass bei einem erwachsenen Limulus die Kiemen in großer Anzahl (bis 150) vorkommen und nach hinten gerichtet sind, hier hingegen reducirt und anders gelagert erscheinen. Bei dem Umstand, dass bei Astacus die Kiemen der Verkümmerung anheimgefallen sind und auch jetzt solche Kiemen noch als Überreste vorkommen, darf man annehmen, dass die Urahnen des Flusskrebses ihrer mehr besaßen.

Auch bei anderen Crustaceengruppen bietet der Vergleich der Extremitäten resp. die Lage der Kiemen, in so fern sie nicht in der Einzahl vorkommen, oder in derselben Richtung homologe Theile aufweisen, keine weiteren Schwierigkeiten dar. So z. B. sehen wir dies, vgl. Fig. 268 *C* und Fig. 269 in Korschelt-Heider Lehrbuch (13 a), dass die mit *ep'* bezeichneten Kiemensäckchen, resp. ihre Anlagen eines Apus cancriformis und einer älteren Peneuslarve kleiner sind als die mit *ep* bezeichnete Epipodialplatte. Letztere ist aber ähnlich wie bei Limulus in der Längsrichtung der Spitze der Extremität näher gelegen, — hier haben wir somit gleiche Anhaltspunkte für die Entwicklung der Athemorgane, wie bei den Amphipoden, Decapoden und Limulus.

Wir hätten, wie ich glaube, überhaupt keine Anhaltspunkte, dass die Ahnen der freilebenden Copepoden einst durch Kiemen athmeten, wenn nicht bei ihnen das Auftreten der Theilung der Extremitäten in Exo- und Endopodit, das bis jetzt als ein charakteristisches Merkmal ausschließlich für Crustaceen angesehen wird, gewisse Aufschlüsse geben würde. Bekanntlich ist gewöhnlich das Exopodit an den Extremitäten kleiner als das Endopodit. Bei den Copepoden ist es an das Basipodit seitlich angewachsen und vergleichen wir diesen Fall, ich will der bequemeren Orientirung halber mich an die von Korschelt und Heider in das Lehrbuch aufgenommenen Figuren berufen, und zwar auf Fig. 267 *A* mit Fig. 268 *C*, so finden wir, dass das Exopodit bei der Peneuslarve in der Längsrichtung der Extremität in derselben Reihe wie die Epipodialplatte und die Anlage des Kiemenschlauches liegt, — wir dürfen somit auch das Exopodit der Copepoden der Anlage nach als eine Kiemenlamelle des Limulus auffassen, die in Folge der Anpassung den Fußcharakter angenommen und sich somit gegliedert hat. In der Fig. 268 *A* von Calanella ist das Exopodit noch gar nicht gegliedert und sieht wie ein seitlicher Anhang an der Extremität aus, ja unter ihm ist noch eine Erhabenheit mit einer Borste versehen, — was wieder an die Anlage einer Kieme erinnert.

So erkläre ich mir das Zustandekommen des Exo-, resp. Endopodites bei den Crustaceen aus einer ursprünglichen Respirationslamelle. Es entsteht nun noch die Frage, ob dies überall auf die Extremitäten sich anwenden lässt, und vor Allem, ob es auch für die Antennen und Mundtheile gültig sein kann.

Sehen wir uns im oben citirten Lehrbuch die Fig. 270 *A*, *B*, *C* von Apus an, so finden wir, dass in allen drei Larvenstadien dieses Phyllopoden die Antenne des zweiten Paares nicht nur Exo- und Endopodit enthält, sondern auch am Coxopodit einen dritten Anhang hat, welcher mit dem vorhergehenden in der Längsrichtung in derselben Linie sich anheftet. Berücksichtigen wir hier auch die Mandibel, so erweist sich ein Gleiches, und wir dürfen nun behaupten, dass sowohl die Antennen wie die Mandibeln die morphologischen Charaktere einer Limulusathmungsextremität in ihrer ersten Anlage aufweisen.

Dass die Anlage der Maxillen bei den Crustaceen eine gleich ähnliche ist, dies kann man leicht aus verschiedenen Zeichnungen ersehen.

Ich habe eben vorher betont, dass das Vorkommen des Exo- und Endopodits an den Extremitäten als charakteristisches Merkmal nur den Crustaceen, als den an das Wasserleben angepassten Arthropoden zugeschrieben wird. Ich habe indessen (10) zur Kenntnis gebracht, dass bei den luftathmenden, und zwar bei der Trochosa, die Exo- und Endopodite an den letzten fünf Paaren der Cephalothoraxextremitäten deutlich vorkommen, später (34) nachgewiesen, dass im embryonalen Zustande an der Extremität sich noch ein dritter Fortsatz vorfindet, den ich als Epipodit, und in Ausnahmsfällen noch einer, den ich mit x bezeichnete. Trochosa singoriensis besitzt den Athmungsapparat bereits am Abdomen, die Tracheen, resp. Lungen haben sich am Cephalothorax rückbilden müssen, und als letzte Produkte dieser Thätigkeit sehen wir an den Cephalothoraxextremitäten in Folge der Vorwölbung der Lamellen noch die Ausstülpungen (Endo- und Epipodit) im embryonalen Zustande bestehen, die später aber der Rückbildung anheimfallen.

Es ist hiermit die Bildung des Endo- resp. Exopodits an den Extremitäten der Arthropoden nicht dem Anpassen der Thiere an das Wasserleben, sondern der Umbildung des Athmungsapparates zuzuschreiben. Wichtige Anhaltspunkte zum Beweis des eben Gesagten liefern uns auch die Insekten, und es ist ausreichend unter anderen nur in Graber's Arbeiten (31, 32) Einsicht zu nehmen. Daselbst findet man, dass bei Gryllotalpa, Melolontha, Hylotoma, Mantis, Hydrophilus, Lina u. A. die Anlage der Extremitäten am Kopf eine ganz verschiedene ist von denen, neben welchen die Stigmen liegen, und dass sie in vieler Hinsicht auf dieser Entwicklungsstufe ganz denen der Crustaceen entsprechen.

Was die Myriopoden anbelangt, so liegen noch zu wenig Beobachtungen vor, doch glaube ich, dass auch hier die Zweitheiligkeit der Kopfanhänge auf ein allgemeines Entwicklungsschema zu bringen nichts abhalten wird. Interessant scheinen mir die Verhältnisse nach Kennel (36) und Sedgewick (40) bei Peripatus zu sein. Bei ihnen tritt auf der Außenseite der zweitheiligen Kiefer eine Falte auf, und vor dieser wieder eine andere schwächer entwickelte. Beide Falten stehen mit der Extremität in enger Beziehung, und ich glaube in der Annahme mich nicht geirrt zu haben, dass sie auf ein tracheales Athmungsorgan zurückzuführen sein werden.

Es ist somit ersichtlich, dass wir zur Ableitung der Kiemen der übrigen Crustaceen, ja auch der Formveränderung der Extremitäten auf dem vergleichend-anatomischen Wege gewisse Ansprüche haben dürfen; nun wollen wir die Anhaltspunkte der Entwicklungsgeschichte näher berücksichtigen.

Embryologische Angaben, die für die Ableitung der Kiemen aus den Lungentracheen sprechen, haben wir bis jetzt gar keine, — wir finden aber in der uns zugänglichen Litteratur gewisse Zeichnungen, die, wenn sie auch anders erklärt wurden, doch die Kiementheorie mindestens unterstützen.

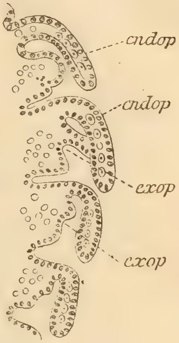


Fig. I.

Auf Schnitten ist die Anlage der Extremitäten bei Ligia und Oniscus nach Nusbaum (38 b) ganz ähnlich der Extremität von Limulus, wie dies die Fig. 45, Taf. III darstellt, von der ich einen Theil hier wiedergebe (siehe Holzschnitt I). Im Wesentlichen besteht hier höchstens der geringe Unterschied, dass bei Limulus drei Einfaltungen, bei Ligia hingegen nur zwei anzutreffen sind. Bei der letzteren würde ich jedoch die Entstehung derselben durch Einstülpung des Exopodits, wie es Nusbaum thut, zu erklären nicht wagen, da der Protopodit ganz in Wegfall kommen müsste.

Auch bei Decapoden finden wir gewisse entwicklungsgeschichtliche Anhaltspunkte, insbesondere bei Astacus fluviatilis vor. Wie sehr die Kieme bei ihm die säckchenartige Form in Folge der Oberflächenvergrößerung zum Zwecke der Athemfunktion verändert hat, so ist in allen Fällen für ihre Anlage bereits nach Bobretzki (29) aus Fig. 21 bis 25 besonders aus Fig. 22 zu ersehen, dass auch hier an der Extremität Aussackungen sich bilden, — ich möchte hier noch weiter gehen und in der Fig. 21 sehen, dass zwischen der Extremität und der Seite des Embryo noch eine schwache Einsenkung des Ektoblastes unter die Oberfläche vorhanden ist, was hier an eine gleichähnliche bei Limulus erinnert. Aus der Lage der Einsenkung unter die Oberfläche des Embryokörpers und der Lage der Extremität im embryonalen Zustande tritt uns der Gedanke nahe, dass das Stigma der sog. Lunge bei den Urahnen des Krebses eine gleiche Lage hatte wie bei den Embryonen der Insekten.

Ob irgend welche, wenn auch vorübergehende Andeutungen der ersten Anlagen der Tracheen resp. sog. Lungen bei den Crustaceen sich vorfinden, darüber giebt uns die Entwicklungsgeschichte keinen Aufschluss. Nusbaum, der entsprechende Gebilde bei Ligia und Oniscus gesehen hat, erklärt sie ganz anders. So heißt es bei ihm (38 a): »Nach außen von den Extremitäten (mit Ausnahme der vier vordersten Paare) giebt es paarige Verdickungen des Ektoderms, die eine ähnliche Lage haben, wie die Stigmenöffnungen in den Keimstreifen der Tracheaten und die Anlagen der seitlichen Falten darstellen.« Er giebt weiter an, dass der peripherische, distale Theil dieser später in die Länge ausgezogenen Gebilde zu Pleuren, der proximale hingegen zur Epimerenbildung beiträgt, er verwickelt sich aber in der Erkenntnis der einzelnen Bestandtheile der Crustaceenextremität und glaubt nun einen Theil den Epipoditen gleichzusetzen. In der Fig. 36, Taf. III, deren entsprechenden Theil ich hier wiedergebe (siehe Holzschnitt II), bezeichnet er mit *ep'* die Pleura, die er dem Epipodit gleichsetzt, mit *epim* die Epimere. Zwischen dem Endopodit und der Epimere sind aber noch zwei Aussackungen vorhanden, die Nusbaum gezeichnet, doch ihre Deutungen übersehen hat, — die eine von ihnen (*b*) ist das Exopodit, und die andere (*a*) das Epipodit. Wir müssen nun die nach außen von den Extremitäten gebildeten Ektodermverdickungen anders erklären, und sie in Anbetracht dessen, dass die Crustaceen terrestrischer Abkunft sind, die einst durch Tracheen haben athmen müssen, als erste Anlagen der Tracheen deuten, ja mit Bezug auf die Thatsache, dass diese Verdickungen im späteren Stadium von Extremitäten sich wegschieben, und am Querschnitte eine schwache Einsenkung unter die Körperoberfläche verrathen, ähnlich wie bei Limulus, annehmen, dass an diesen Stellen, bei den Urahnen der Crustaceen die Tracheen resp. sog. Lungen wirklich ausgebildet waren, auf deren Rückbildung nun die Epimeren und vielleicht auch die Pleuren zurückzuführen sind.

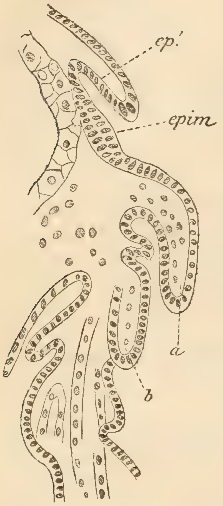


Fig. II.

Durch die eben gegebene Ableitung der Athmungsorgane und anderer Anhänge an den Extremitäten der Crustaceen stehen wir im starken Gegensatz zu der bis heute bestehenden Theorie der Entwicklung der Lokomotions- resp. Respirationsorgane. Bekanntlich wird die Zweiästigkeit des Crustaceenbeins auf die entsprechende Gestalt der Annelidenparapodien direkt bezogen und man glaubt gerechtfertigt zu sein, den Epipodialanhang des Crustaceenbeines von Dorsalkiemen des Annelidenparapodiums abzuleiten.

Gegen diese Theorie der Entwicklung der Crustaceenextremitäten nur aus den Parapodien der Anneliden sprechen folgende Thatsachen:

1) Die Branchien bei den Anneliden stehen dorsalwärts (ausnahmsweise auch ventralwärts) und einzeln, dabei können sie einfach oder

verästelt sein. Die Erklärung, dass nach ihrer ventralwärtigen Verlagerung und nachheriger Elevation des entsprechenden Körpertheils das Protopodit gebildet werde, ist unzureichend, da, wie wir oben bemerkt haben, bei Boruta und Niphargus leop. auch accessorische Kiemen, — ferner bei Astacus und anderen Decapoden in der Dorsoventralrichtung mehrere verzweigte Kiemen vorkommen.

2) Wir haben überhaupt keine Anhaltspunkte in der Entwicklung der Crustaceen, dass das Epipodit, das gewöhnlich im Dienste der Athemfunktion steht und der Annelidenkieme entsprechen müsste, in einer gewissen Entfernung vom Protopodit seine erste Anlage haben sollte. Die Zeichnungen von Nusbaum widersprechen dieser Theorie.

3) Es ist nicht ein nothwendiges Postulat, die Crustaceen von kiemenathmenden Anneliden abzuleiten, da es einerseits viele Crustaceen giebt, die gar keine Kiemen besitzen, andererseits die Larven der übrigen Crustaceen solcher nicht bedürfen. Die Kiemen müssen als mit der Zeit durch das Wasserleben neuerworbene Organe angesehen werden.

4) Die Crustaceen sind, nach Erörterungen von Simroth, terrestrischen Ursprungs. Die Anneliden hätten also durch Anpassung an das Landleben ihre Kiemen verlieren und statt deren solche Athemorgane erwerben müssen, wie die übrigen Arthropoden.

Für die Richtigkeit der oben gegebenen Ableitung der Kiemen aus den Lamellen sog. Lungen sprechen folgende Thatsachen:

1) Die Identität der Lage und des Baues des Athmungsapparates bei den Spinnen und Limulus.

2) Die Möglichkeit der Zurückführung der Crustaceenextremitäten auf den allgemeinen Typus der Limulusextremität.

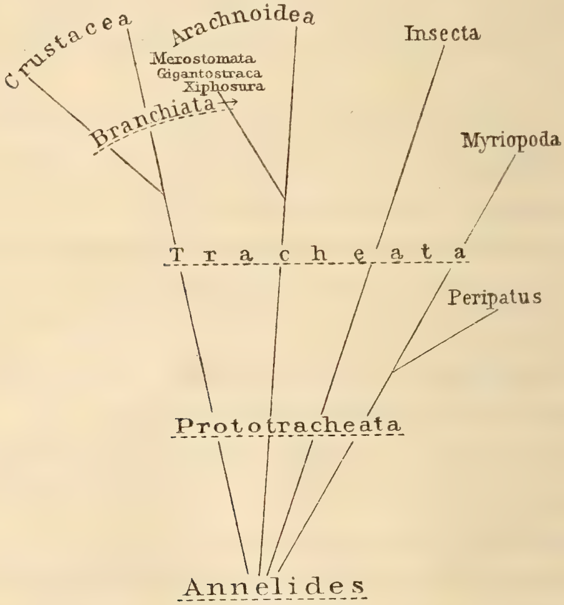
3) Bei den noch lebenden Tracheaten ist die Verästelung der Extremitäten nur noch dort anzutreffen, wo die Tracheen gar nicht mehr zur Ausbildung gelangen.

4) Die Anlage des Athmungsapparates in Form von verdickten Ektodermplatten ist bei Crustaceen (Isopoden), wie bei Insekten, anzutreffen.

5) Die beliebige Anzahl der Kiemen oder deren Schwund durch Rückbildung ist leicht erklärbar.

Auf Grund des Vorhergehenden können wir behaupten, dass für die Lagerung der Kiemen der Crustaceen, falls sie in der Mehrzahl vorkommen, ein allgemeines Gesetz gelten müsse, das zur Aufklärung der Entstehungsweise derselben in phylogenetischer Hinsicht einen gewissen Aufschluss geben muss. — Ich glaube bei Erwägung, dass das Athmungsorgan der Crustaceen mit den Extremitäten in engster Beziehung steht, dass weiter durch die Elevation der Extremitäten neue Theile hinzutreten, die bei den Tracheaten nicht anzutreffen sind und auf Grund gleichähnlichen Baues der Respirationslamellen von sog. Lungen der Spinnen und Kiemen des Limulus, mit Recht annehmen zu dürfen, dass ein solches aus den Tracheen resp. sog. Lungen abgeleitet werden darf. Wohl sind die Charaktere der Entwicklung stark verwischt, der Entwicklungsmodus verschleiert, meine Ansichten vielleicht zu kühn, doch das dürfen wir nicht außer Acht lassen, dass wir, wie dies Simroth genau erörtert, die Crustaceen von den Landthieren abzuleiten haben, somit von Arthropoden, die durch Tracheen athmen mussten.

Danach ist es nun möglich, dass die Paläostraken, die die Arachnidenorganisation durchwegs verrathen, sich in gewissen Epochen in Folge der Anpassung ihrer sog. Lungen und der Umwandlung ihrer Lamellen in Kiemen an das Wasserleben accommodiren konnten. Limulus ist nun der Repräsentant des noch heut zu Tage lebenden Wasserarachnids, und danach leuchtet uns ein, warum bei ihm die Nauplinsform, ein für die Crustaceen so charakteristisches Entwicklungsstadium fehlt. Wenn wir übrigens die Kiemen, die für die Existenz der Crustaceen nicht von ausgeprägtem Belang sind, als Maßstab zur phylogenetischen Beurtheilung nehmen und berücksichtigen, dass viele der Crustaceen sie auch im verkümmerten Zustande besitzen, so müss-



ten wir urtheilen, dass die Kiemenlosen als rückgebildete Crustaceen anzusehen sind.

Die nach Claus (30) als Urahnen der Crustaceen bezeichneten Protostraken sind somit, glaube ich, den Prototracheaten der Arthropoden im Allgemeinen gleich zu setzen. Diese dürften vielleicht von ähnlicher Organisation gewesen sein, wie die noch heute lebenden Peripatusarten. Als Tracheaten hingegen würden jene Arthropoden zu bezeichnen sein, wo das Athmungsorgan bereits in enger Beziehung zu den Extremitäten steht.

Das allgemeine, phylogenetische Schema der Arthropoden dürfte nun folgendes sein: s. p. 74.

Dieser Entwicklungsmodus steht mit der Auffassung Hatschek's (32a) und Kennel's (37), dass Nauplius mit der Trochophora der Würmer zu verbinden sei, in Einklang, er verschafft aber auch einiges Licht, warum die Arthropoden im Allgemeinen in Bezug auf ihre innere Organisation und Entwicklung einander so nah verwandt sind.

Lemberg, im Februar 1894.

Verzeichnis der einschlägigen Schriften.

1. J. M. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Übersetzt von Vetter. Bd. I. 1880.
2. —— Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XX. 1880.
3. Ed. v. Beneden, De la place, que les Limules doivent occuper etc. Journal de Zool. T. I. p. 41. 1870.
4. —— Sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Bull. sc. dépt. du Nord. 1882. p. 299—301.
5. Ph. Bertkau, Über die Respirationsorgane der Araneen. Archiv für Naturgesch. Jahrg. XXXVIII. 1872. p. 208—233.
6. A. T. Bruce, Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. Baltimore 1887.
7. E. Claparède, Recherches sur l'evolution des Araignées. Utrecht 1862.
8. V. Graber, Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschriften der kais. Akad. der Wiss. zu Wien. Bd. LVIII. 1891.
9. M. Herold, Von der Erzeugung der Spinnen im Eie. 1824.
10. A. Jaworowski, Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz. Nr. 363 u. 364. 1891. — Dasselbe polnisch: Kosmos. Lemberg 1891.
11. —— Kilka słów o rozwoju t. zw. płucotchawek u pająków (Einige Worte über die Entwicklung der sog. Lungentracheen bei den Spinnen). Polnisch. 1893.

12. J. S. Kingsley, a) Notes on the embryology of Limulus. Quart. Journ. of Micr. Sc. 1885. — b) The Embryology of Limulus. Journ. of Morphol. Vol. VII.

13. K. Kishinouye, On the development of Araneina. Journ of the College of Sc. Univ. Japan. Vol. IV. 1890.

13a. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Jena 1891.

14. Kowalewski u. Schulgin, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (Androctonus ornatus). Biol. Centralblatt. Bd. VI. p. 525—532. 1887.

15. E. Ray Lankester, A new hypothesis as to the relationship of the lung-book of Scorpio to the gill-book of Limulus. Quart. Micr. Sc. XXV. 1885. p. 339—342.

16. M. Laurie, On the Development of the Lung-Books in Scorpio fulvipes. Zool. Anz. XV. 1892. p. 102—105.

17. A. Leuckart, Über den Bau und die Bedeutung der sog. Lungen bei den Arachniden. Diese Zeitschr. 1849. p. 246—254.

18. Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie. 1857.

19. W. A. Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bulletin of the Museum of Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XII. No. 3. Cambridge 1886.

20. J. MacLeod, Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. de Biol. T. V. 1884.

21. E. Metschnikoff, Embryologie des Skorpions. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1870.

22. Milne-Edwards, Études sur les Xiphosures. Mission scientif. au Mexique. 1873.

23. J. Morin, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. in: Schriften der Neurussischen Naturforschergesellschaft. Odessa 1888. Russisch. — Anzeige in: Biol. Centralblatt. Bd. VI. 1887.

24. B. Salenski, Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Russisch. in: Schriften der Naturforscher-Gesellschaft zu Kiew. 1871.

25. Wł. Schimkewitz, Materialien zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Spinnen. Russisch. St. Petersburg 1886.

26. —— Les Arachnides et leur affinités. Archives slaves de Biologie. 1886.

27. —— Études sur le developpement des Araignées. Arch. de Biol. T. VI. 1887.

28. O. Schmidt, Handbuch der vergleichenden Anatomie. 7. Aufl. Jena 1876.

Anhang.

29. N. Bobretzki, Die Entwicklung des Flusskrebses. (Russisch.) Kiew 1873.

30. K. Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

31. V. Graber, Über die Polypodie bei Insektenembryonen. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

32. —— Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschriften der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.

32a. B. Hatschek, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien. I. Bd. 1878 (Über die Bedeutung des Nauplius und die Phylogenie der Crustaceen).

33. T. H. Huxley, Der Krebs. Leipzig 1881.

34. A. Jaworowski, Über die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentirung bei Trochosa singoriensis. Zool. Anz. Nr. 392. 1892.

35. —— Nowe gatunki fauny studziennej miast Krakowa i Lwowa. (Neue Arten der Brunnenfauna von Krakau und Lemberg.) Polnisch mit deutschem Resumé. Lemberg 1893.

36. J. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und P. torquatus. Arb. des zool. Inst. Univ. Würzburg. Bd. VII u. VIII. 1885 u. 1886.
37. J. Kennel, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schriften der Dorpater Naturforschergesellsch. Bd. VI. 1891.
38. J. Nusbaum, a) Beiträge zur Embryologie der Isopoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891. — b) Materyały do embryogenii i histogenii równonogów (Isopoda). (Materialien zur Embryogenie und Histogenie der Isopoden.) Polnisch. in: Sitzber. der Akad. der Wiss. zu Krakau. Ser. II. T. V. 1893.
39. W. Pauly, Über die Wasserathmung der Limnaeiden. München 1877.
40. A. Sedgewick, The development of the Cape Species of Peripatus. Part. I—IV. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV—XXVIII. 1885—1888.
41. H. Simroth, Die Entstehung der Landthiere. Leipzig 1891.
42. A. Wrześniowski, O trzech kiełzach podziemnych. Pam. Fiz. T. VIII. Warszawa 1888. Dasselbe deutsch: Über drei unterirdische Gammariden. Diese Zeitschr. Bd. L.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

a, Ast der Trachee; *b*, Blut; *c*, Cuticula; *ch*, Chorion; *c—t*, Cephalothorax; *d*, Dotter; *di*, Diaphragma?; *e*, Ektoderm; e_1, Extremitäten; *h*, Hauptstamm der Embryonaltrachee; *l*, sog. Lungenlamelle; *m*, Muskeln; *n*, Nervensystem; *o*, Operculum (Abdominalanhang); *r*, Reste der die Tracheen umgebenden Theile; *s*, Stigmenöffnung; *S*, Stomodaeum; *sb*, Septalband; *V*, sog. Lungentrachee; *v*, vacuolenartige Bläschen; *vh*, Vorraum der Trachee.

Alle Figuren beziehen sich auf Trochosa singoriensis Laxm.

Tafel III.

Fig. 1. Ein Sagittalschnitt durch die Embryonaltrachee, aus deren vorderem Theil, dem Vorraume, die sog. Lunge sich entwickelt. Vergr. Zeiss D, O. 3.

Fig. 2. Eine Embryonaltrachee mit einem Büschel von Ästen, die aus dem kurzen Hauptstamme entspringen. Der hintere Theil des Vorraumes bei x ist etwas abgebrochen. Die respiratorischen Lamellen unter dem Ektoderm in Entwicklung bedeutend vorgeschritten. Vergr. Zeiss D, O. 3.

Fig. 3. Ein Frontalschnitt durch den Vorraum d. i. durch die sog. Lunge. Hinten (α) treten parallele Reihen von Kernen in Folge der Faltung der Wand auf, vorn (β) sind die respiratorischen Lamellen stark entwickelt. Vergr. Zeiss D, O. 2.

Fig. 4. Ein Frontalschnitt durch die sog. Lunge, der nur einen Theil der respiratorischen Lamellen getroffen hat. Vergr. Zeiss D, O. 2.

Fig. 5. Mehrere respiratorische Lamellen, dem Schnitte der Fig. 3 entnommen, repräsentiren die allmähliche Auseinanderschiebung ihrer Zellkerne. Bloße Stellen dazwischen sind am Präparat und unter dem Mikroskop wie verschwommen, beim Heben oder Senken des Tubus weisen sie aber Kerne auf (die Muskellage ist ausnahmsweise nur an einer Stelle so breit). Vergr. Zeiss F, O. 4.

Fig. 6. Der Vorraum der Embryonaltrachee nebst der zuletzt entwickelten respiratorischen Lamelle der Fig. 1 entnommen. Vergr. Zeiss F, O. 4.

Fig. 6*. Ein Stück eines Astes der Embryonaltrachee.

Fig. 7. Formen verschiedener Zellkerne der respiratorischen Lamellen eines eben ausgeschlüpften Embryo.

Fig. 7*. Ein Frontalschnitt, um die Größe und Stellung der sog. Lungen zu zeigen. Vergr. ZEISS A, O. 1.

Fig. 8. Die sog. Lunge der Länge nach durchschnitten. Die Kerne im Protoplasma der respiratorischen Lamellen zu je zwei neben einander. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 9. Ein etwas schief geführter Sagittalschnitt durch die sog. Lunge, in der die respiratorischen Lamellen wellenförmig gebogen sind, der Hauptstamm aber kurz ist. Vergr. ZEISS F, O. 3.

Fig. 10. Die respiratorischen Lamellen von ihrem Rande abgeschnitten. Die Kerne unregelmäßig geordnet. Bei tieferer Einstellung des Tubus im Blutraum weiße elliptische Räume (Blutkörperchen?) b_1. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 11. Ein Sagittalschnitt, der die Einstülpung der Chorionhaut unter das Abdominalfüßchen (Operculum) darstellt. Vergr. ZEISS D, O. 1.

Fig. 12. Mehrere Lamellen auf verschiedener Entwicklungsstufe. Links drei Lamellen mit regelmäßig vertheilten Kernen, rechts jüngere Lamellen mit unregelmäßig vertheilten Kernen und verschieden großen Hohlräumen (α—$\varkappa$). Vergr. ZEISS F, O. 1.

Fig. 13. Eine durch den Blutraum neben der sog. Lunge geführter Schnitt, um die Muskeln bloßzulegen. Im Blutraum Blutkörperchen b und elliptische Räume (weiße Blutkörperchen?) b_1. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 14. Ein Sagittalschnitt durch die sog. Lunge und den Hauptstamm. Die respiratorischen Lamellen verschiedenartig gekrümmt. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 15. Eine Embryonaltrachee der Länge nach durch den Hauptstamm getroffen. Vorn an der sog. Lunge die Anheftung eines Pumpmuskels. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 16. Ein Schnitt durch die sog. Lunge, ihren Hauptstamm und die Blutwege (α, β, γ). Vergr. ZEISS D, O. 3.

Fig. 17. Lamellen aus einander gelegt. Oberhalb der Linie x—y bei oberflächlicher Einstellung des Mikroskops beide Seiten (Rücken- und Ventralmembran) der Lamelle mit Körnchen bedeckt, unterhalb der Linie x—y bei tiefer Einstellung, — die Zellen mit amöboiden Fortsätzen. Vergr. ZEISS D, O. 3.

Beiträge zur Anatomie der Clepsine.

Von

Asajiro Oka

aus Shidzuoka-ken (Japan).

Mit Tafel IV—VI.

Die Clepsinen haben schon seit langen Zeiten die Naturforscher beschäftigt, und sind, entweder einzeln oder in Verbindung mit anderen Hirudineen, oftmals der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Wegen verschiedener Schwierigkeiten jedoch, welche das Studium derselben bietet, weisen die vorhandenen Angaben noch mancherlei Lücken und Unvollständigkeiten auf, und viele Widersprüche, die man in der älteren Litteratur findet, sind zur Zeit noch nicht beseitigt, so dass eine erneute Durchforschung der obengenannten Thierformen als sehr lohnend erscheint. In Nachstehendem nun sind die Resultate der Untersuchungen enthalten, welche ich am Ende des Sommersemesters 1892, auf den Rath meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Geheimrath Professor Dr. LEUCKART in dem von ihm geleiteten zoologischen Institut der Universität Leipzig unternahm und im Winter des folgenden Jahres zu Ende brachte.

Anfangs hatte ich die Absicht alle Organe des Clepsinenkörpers eingehend zu untersuchen, aber als ich weiter arbeitete, gewannen für mich die blutführenden Hohlräume und die Nephridien ein besonderes Interesse, indem diese diejenigen Punkte umfassen, in welchen unsere Kenntnis noch die meisten Lücken aufweist. In Folge dessen habe ich meine Aufmerksamkeit speciell auf diese Räume und Organe gelenkt, deren Beschreibung den Hauptinhalt der vorliegenden Abhandlung bildet.

Ich nehme mit Freuden die Gelegenheit wahr, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrath Professor Dr. LEUCKART auch an dieser Stelle für seine Güte und seinen freundlichen Rath, mit welchen er meine Untersuchungen stets gefördert hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ich drücke auch Herrn Reibisch meinen Dank aus für die Durchsicht meines Manuskriptes.

Meine Untersuchungen bezogen sich auf frisches Material sowie auf Schnittpräparate. Das erstere ist von großem Nutzen da, wo es sich um die allgemeine Gestalt und die gegenseitige Lage der Organe handelt; für die Orientirung vielfach gewundener Gänge, wie die der Nephridialkanäle, ist es sogar unentbehrlich. Man kann sich leicht von diesem Umstand überzeugen, wenn man die Arbeiten von Whitman (1878) und die von Bolsius (1889, 1891) vergleicht. Whitman untersuchte ganz kleine, noch pigmentfreie Thiere in frischem Zustand und gewann dadurch ohne große Mühe ein ziemlich richtiges Bild der Nephridien, während Bolsius, welcher dieselben Organe zum Gegenstand einer speciell mikroskopischen Forschung machte, eine ganz falsche Idee vom Verlauf der Kanäle bekam, einfach desshalb, weil er sich ausschließlich auf die Schnittmethode stützte.

Für Untersuchungen in toto eignen sich die jungen Exemplare sämmtlicher Species, sowie die ausgewachsenen derjenigen Arten, welche wegen der spärlichen Anhäufung des Pigments lebenslang durchsichtig bleiben. Zur Erforschung der Nephridien sind die kleinen 10 bis 20 Tage alten Thiere am geeignetsten, da sie stets pigmentfrei sind und die Dottermasse schon zum großen Theil verdaut haben. Eben so geeignet sind diese kleinen Thiere für die Untersuchung des Blutgefäßsystems. Beim Überführen von Alkohol in Xylol werden die Thiere von den Rändern an allmählich durchsichtig, und es ist während dieses Processes die Zone zwischen den bereits aufgehellten Partien und den inneren noch mit Alkohol imprägnirten Theilen ebenfalls sehr günstig für die Beobachtung der Bluträume.

Die Injektion, mit welcher Jacquet seine subtilen Beobachtungen ausführte, war für meine Arbeit wenig zweckmäßig und fördernd; denn die blutführenden Räume liegen im Clepsinenkörper vielfach über einander, so dass, wenn sich die äußeren mit einer farbigen Flüssigkeit füllen, die inneren vollständig verdeckt werden. Dass Jacquet keinen Unterschied zwischen den Blutgefäßen und den Lakunen erkannte, rührt nur von diesem Umstande her. Was übrigens an einem injicirten Exemplar zu beobachten ist, z. B. die Lakunen direkt unterhalb der Haut, die Seitenlakunen, die Medianlakune etc. ist zum großen Theil auch ohne Injektion deutlich erkennbar.

Für Schnittpräparate wurde die Mehrzahl der Würmer mit einer heißen alkoholischen Lösung von Sublimat, mit oder ohne Beimischung von Essigsäure, konservirt. Einige wurden auch mit Pikrinosmiumessigsäure fixirt, und nachher einen halben Tag oder noch länger in

Holzessig gebracht und damit die Verdunkelung der Osmiumsäure gefördert. Um die Thiere in möglichst gestreckter Form zu erhalten, habe ich sie zuerst mit einer Mischung von Alkohol und Wasser betäubt und dann den Körper mit den Fingern gerade gestreckt. Als Färbungsmittel habe ich verschiedene Stoffe angewendet, unter welchen ich die Doppelfärbung mit Hämateïn und Eosin am erfolgreichsten fand. Die von Bolsius angeführte Methode, nämlich die Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Pikrinsäure zeigte ebenfalls gute Resultate.

Bemerkungen über die untersuchten Arten.

So weit ich gefunden habe, giebt es in der Umgebung von Leipzig sieben Arten der Gattung Clepsine, von denen eine durch zwei Varietäten vertreten ist. Fünf Arten, nämlich Cl. complanata, Cl. heteroclita, Cl. bioculata, Cl. marginata und Cl. tessellata, sind wohlbekannte Formen und bedürfen keiner genaueren Beschreibung. Die drei übrigen dagegen sind entweder erst neuerdings entdeckt, oder, wenn auch längst bekannt, doch noch nicht genügend sicher festgestellt, so dass einige Worte über diese Formen nicht überflüssig sein dürften.

Cl. concolor. Mit diesem Namen bezeichnet Apathy (1888) eine der Cl. complanata sehr nahe verwandte Form, welche er folgendermaßen diagnosticirt:

»Der Rücken ist kaffeebraun, der Bauch blassgraugrün, jener mit drei, dieser mit zwei Paar sehr schmalen dunkelbraunen Längsstreifen versehen. . . . . . . Die Warzen der ersten Ringe der vollständigen Somite sind 1/3 so groß wie bei Cl. sexoculata (complanata). Die gelblich weißen opaken Flecke fehlen vollständig. Die Cl. concolor ist lebhafter als Cl. sexoculata.«

Die Form, die ich in Leipziger Gewässern ziemlich häufig fand, stimmt in den oben erwähnten Punkten mit den in Ungarn vorkommenden völlig überein. Ich habe zwar keine Gelegenheit gehabt, die Original-Exemplare zu sehen, auf welche sich die angeführte Diagnose bezieht, und kann folglich nicht behaupten, dass die beiden Formen wirklich identisch sind; da sie aber in den Hauptmerkmalen, welche sie von den anderen Arten unterscheiden, mit einander übereinstimmen, so fühle ich mich berechtigt einstweilen die beiden Formen als identisch zu betrachten. Cl. concolor ist von ihrer nächsten Verwandten, der Cl. complanata nicht nur in der Färbung, sondern auch in der Gestalt verschieden. Ihr Querschnitt ist bedeutend schmäler und höher als der der letzteren Art. Im Ruhezustand ist sie mindestens viermal so lang als breit, während Cl. complanata in demselben Zustande ungefähr dreimal so lang als breit ist. Ihr Kopfende ist etwas abgerundeter, und der Kantenwinkel zwischen der Rücken- und der Bauchfläche ist nicht so spitz, als bei Cl. complanata. In der Zahl und der Lage der Augen stimmt Cl. concolor mit Cl. complanata vollkommen überein.

Cl. heteroclita var. striata Apathy (= Cl. striata Apathy et Örley). In Betreff dieser Form schließe ich mich der Meinung Apathy's (1888) an, dass sie keine besondere Art, sondern nur eine Varietät der Cl. heteroclita repräsentire. Schon auf den ersten Blick erscheint sie der Cl. heteroclita in hohem Grade ähnlich, und bei genauerer Untersuchung erweist sie sich in jedem Detail mit der genannten Art übereinstimmend, bis auf den schwarzen Streifen, welcher jeden dritten Ring auszeichnet. Diese äußerst zierliche Varietät, welche dieselben Lokalitäten bewohnt wie Cl. heteroclita, scheint nicht sehr häufig vorzukommen. Ich fand nur vier Exemplare, während die typische Form in ziemlich großer Anzahl erbeutet wurde.

Cl. papillosa. Diese Art kann man am leichtesten an der Lage der Augen erkennen. Sie besitzt drei Paar Augen, wie Cl. complanata, Cl. concolor, und Cl. heteroclita, aber diese zeigen in ihrer Anordnung eine Eigenthümlichkeit, welche die in Rede stehende Art von den übrigen sechsäugigen Species sofort unterscheiden lässt. Wie bekannt sind die Augen der Cl. complanata in zwei Längsreihen angeordnet, so zwar, dass das linke und das rechte Auge jeder Querreihe sehr nahe an einander zu liegen kommen, während bei Cl. heteroclita nur die Augen der vordersten Reihe einander nahe gerückt sind, die der folgenden zwei Reihen dagegen in einem größeren Abstand von einander stehen. Bei Cl. papillosa ist die Lage der Augen eine andere. Hier treten nicht nur die Augen der ersten Reihe, sondern auch die beiden linken und die beiden rechten der folgenden Reihe je zu einer Gruppe zusammen, so dass der Wurm drei Gruppen von je zwei Augen hat. Dies ist jedenfalls der Grund zu der synonymen Bezeichnung Cl. trioculata.

Die Exemplare, die ich gefangen habe, waren von verschiedener Größe. Meistens waren sie kleine, 5 bis 7 mm, seltener bis 1 cm große, durchsichtige Thiere von hellgelblicher oder hellgrüner Farbe. Der hintere Körpertheil ähnelt dem entsprechenden Theil der Cl. heteroclita, das Kopfende aber ist etwas schmäler und mehr in die Länge gestreckt als bei der letzteren. Cl. papillosa zeichnet sich, wie Cl. bioculata, unter allen Clepsinen durch einen sehr langen Rüssel aus, so dass die von Apathy aufgestellte Regel, dass die Länge des Rüssels in umgekehrtem Verhältnis zu der Breite des Kopfes steht, in diesem Falle auch berechtigt erscheint. Die Angabe von Grube (1851), wonach die Zahl der Magenblindsäcke fünf Paar beträgt, ist streng genommen nicht richtig, da sich vor den fünf Paaren stets deutlich hervortretender

Coeca noch ein Paar findet, welches bald ganz klein bleibt, bald aber auch ziemlich ansehnlich werden kann.

Einige Bemerkungen über die äußere Morphologie.

Beim Zählen der Ringe und dem Bestimmen der Segmente der Hirudineen stößt man auf mannigfache Schwierigkeiten. Die Autoren sind sich noch nicht einig über die Gesichtspunkte, nach welchen beim Zählen verfahren werden soll, und fast jeder zählt nach seiner eigenen Methode. Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle eine ausführliche Erörterung der äußeren Morphologie anzustellen; da aber jeder Ring und jedes Segment in den folgenden Kapiteln zur Erleichterung des Verständnisses auch eine bestimmte Nummer haben muss, so möchte ich zunächst angeben, in welcher Weise ich sie zähle.

Whitman (1885) betonte die Anwesenheit der sich segmental wiederholenden Papillen oder der »segmental sense organs« und schlug eine Zählungsmethode vor, nach welcher man beim Zählen der Ringe mit demjenigen anfängt, welcher das erste Augenpaar trägt, und beim Zählen der Segmente die oben genannten »sense organs« als Kennzeichen des ersten Ringes eines jeden Segmentes annimmt. Diese Methode, welche von Blanchard (1892) jetzt noch für Clepsine angewendet wird, ist zwar einfach und für solche Arten, wie Cl. complanata, Cl. marginata und Cl. tessellata, auch ganz praktisch; aber für Cl. bioculata, Cl. heteroclita etc., bei welchen alle drei Ringe je eines Segmentes ziemlich gleich erscheinen, ist es kaum möglich sie in Anwendung zu bringen. Übrigens zählt man hierbei die vor dem ersten Paar Augen liegenden Ringe nicht mit, welche von Apathy (1888) als ein besonderes Segment betrachtet werden; ja, in seinen Abbildungen von Cl. bioculata giebt derselbe Autor dem vor dem ersten Paar Augen befindlichen Körpertheil den Werth zweier Somite.

Die Ringe genau zu zählen ist keine so leichte Aufgabe, wie es auf den ersten Blick scheint. Dies zeigt schon zur Genüge die Thatsache, dass die Zahlenangaben von verschiedenen Autoren weit von einander abweichen. Moquin-Tandon (1827) lässt den Clepsinenkörper aus 76 Ringen bestehen, während derselbe nach Örley (1888) aus ungefähr 60 Ringen zusammengesetzt sein soll; Vogt und Yung (1888) geben sogar an, dass die Ringelung bei Clepsine fast vollständig abgewischt sei. Die Schwierigkeiten beim Zählen, welche besonders an den beiden Körperenden sich darbieten, werden hauptsächlich durch drei Modifikationen verursacht, welchen die Ringe unterliegen können. Die erste Abweichung vom Normaltypus besteht darin, dass ein Ring in der Entwicklung zurückbleibt und in Folge dessen nur eine unbedeutende Größe zeigt oder sogar ganz verschwinden kann. Bei der zweiten verlieren zwei oder drei hinter einander folgende Ringe ihre Selbständigkeit, indem sie mit einander theilweise oder gänzlich verschmelzen und nur eine einheitliche Masse repräsentiren. Während diese zwei Modifikationen die Zahl der Ringe vermindern, wirkt die dritte in der entgegengesetzten Richtung; hier kommt in der Mitte eines Ringes eine Rinne zum Vorschein, welche den ursprünglich einheitlichen Ring in zwei Querhälften theilt. Es giebt zwischen den normalen und den vollkommen modificirten Ringen alle möglichen Übergangsstadien, so dass man sehr oft im Unklaren ist, ob man es mit einem Ringe oder mit zweien zu thun hat.

Weit schwieriger noch ist das Zählen der Somite. Es handelt sich hier nicht um ein bloßes Zählen, sondern um eine Gruppirung der Ringe in Abtheilungen, welche morphologisch gleichwerthig sein sollen. Mit Ausnahme von SAINT-LOUP (1884), welcher bei Clepsine, eben so wie bei Turbellarien, jede Segmentation leugnete, stimmen alle anderen Autoren darin überein, dass der Clepsinenkörper aus Segmenten zusammengesetzt sei, welche im Allgemeinen je aus drei Ringen bestehen. Diese Dreizahl aber ist nur im mittleren Theile des Körpers durchgeführt, denn, entgegen den Angaben von ÖRLEY (1888), dass es bei Clepsine keine abgekürzten Segmente gebe, sind stets eine gewisse Anzahl von Segmenten am Kopf- und Schwanzende aus nur zwei oder gar einem Ringe gebildet. Die Abbreviation geht, wie WHITMAN hervorhob, von beiden Extremitäten aus, und schreitet nach der Mitte zu, so dass, wenn mehrere abgekürzte Segmente sich finden, die am wenigsten zusammengezogenen nach der Mitte zu gelegen sind, während die am meisten gekürzten nach den Körperenden zugerückt sind. Beim Zählen der Segmente beginnt man gewöhnlich mit dem Kopfende und stößt sofort auf Schwierigkeiten, welche erst nach genauer Untersuchung des inneren Baues, insbesondere der Innervation, beseitigt werden können. Für praktische Zwecke halte ich desshalb angemessener, von der Mitte auszugehen, wo das Zählen am leichtesten ist, und von da nach beiden Enden vorzurücken. Um die Nummer der Segmente zu bestimmen, wählt man am besten ein Segment zum Ausgang, welches durch gewisse äußere Charaktere gekennzeichnet und folglich bei äußerer Betrachtung gleich zu erkennen ist, und dessen Nummer durch die Untersuchung der inneren Struktur schon festgestellt ist. Als solche Merkmale können die Geschlechtsöffnungen gelten.

Das Nervensystem der Clepsinen besteht bekanntlich aus einer die Mundhöhle umgebenden Ganglienmasse, den Bauchganglien, deren Zahl 21 beträgt, und einer im hinteren Saugnapfe liegenden Gangliengruppe. Da die Ganglien unter allen Organen am deutlichsten segmentirt sind, wurden sie schon oft als Richtschnur beim Zählen der Körpersegmente benutzt; auch ich habe sie zum Bestimmen der Nummer des Segmentes, welches die männliche bez. die weibliche Geschlechtsöffnung trägt, als Maßstab angewendet. Wenn man eine Clepsine am Rücken aufschneidet, oder einen durch die Medianlinie ausgeführten Sagittalschnitt betrachtet, wird man stets bemerken, dass zwischen beiden Geschlechtsöffnungen das sechste Bauchganglion liegt. Da im mittleren Theil des Körpers, wo keine Verschmelzung stattfindet, ein Ganglion in je einem Segment gelegen ist und zwar im ersten Ringe desselben, so kann man aus der obigen Thatsache schließen, dass vor dem Segment, welches die weibliche Öffnung trägt, fünf Segmente mit freien Ganglien und dazu noch so viele mit verschmolzenen vorhanden seien, als die Schlundganglienmasse solche enthält. Es wäre sehr schwer festzustellen, wie viele den anderen Bauchganglien äquivalente Ganglien diese letztere zusammensetzten, wenn nicht ein leicht erkennbarer Charakter ein jedes Ganglion auch in zusammengedrängtem Zustande auszeichnete. Die Ganglienzellen in einem Ganglion sind nicht alle frei zwischen den Nervenfasern oder neben denselben gelagert, sondern sie sind in sechs getrennten Kapseln eingeschlossen, von denen je zwei an beiden Seiten, die übrigen zwei in der ventralen Medianlinie gelegen sind, so dass jedes Ganglion zwei Querreihen von je drei Kapseln mit Ganglienzellen enthält. Diese Kapseln sind im Schlundganglion, welches bei Clepsine durch das Zusammenwachsen der Supra- und Infraösophagealganglien als ein dicker Ring erscheint, auch ziemlich symmetrisch angeordnet und machen den Eindruck, als ob sie in Gruppen von je sechs hinter einander gereiht und dann zusammengedrückt wären. Beim Zählen ergab sich, dass die Schlundganglienmasse stets 30 solcher Kapseln aufweist; und so nehme ich an, dass die erstere aus fünf Ganglien zusammengesetzt sei. Addirt man diese Zahl 5 zu der Zahl der vor der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegenen Bauchganglien, so giebt die gewonnene Summe die Nummer des Segmentes an, welches die weibliche Öffnung trägt. Nach meiner Rechnung liegt hiernach die männliche Genitalöffnung stets im zehnten, und die weibliche stets im elften Segment. Von diesen Segmenten ausgehend, kann man ohne besondere Schwierigkeiten nach vorn oder nach hinten bis in die Nähe der beiden Körperenden zählen.

Hinter dem Ganglion XI liegen noch fünfzehn Bauchganglien. Die letzten vier sind gewöhnlich einander nahe gerückt, wenn auch nicht in so auffallender Weise, wie beim Schlundganglion; immerhin setzen sie eine Gruppe zusammen, welche von Apathy mit dem Namen der Analgruppe bezeichnet wurde. Von dieser Gruppe durch ein Septum getrennt liegt die Saugnapfganglienmasse, deren Nerven sich ausschließlich im Saugnapf verbreiten. Diese Masse enthält ungefähr 42 Kapseln und stellt demnach einen Komplex von sieben Ganglien dar. Der Hirudineenkörper besteht also im Ganzen aus 33 Segmenten, von denen die vorderen 26 sich als normale oder abgekürzte Segmente zeigen, die hinteren sieben dagegen stark modificirt sind und als ein einheitlicher Saugnapf erscheinen.

Wenn man nach meiner Methode, von den Geschlechtsöffnungen ausgehend, nach beiden Richtungsn zählt, bleiben gewöhnlich zwei oder drei Segmente am Kopfende, und drei oder vier vor dem hinteren Saugnapf gelegene übrig, welche sich wegen der Elimination oder des Zusammenwachsens der Ringe nicht leicht zählen lassen. Auf die Abgrenzung dieser Segmente werde ich hier nicht näher eingehen, da dieselbe für die vorliegende Abhandlung nicht von Bedeutung ist. Ich möchte nur betonen, dass die Augen, welche Whitman als Homologa der sich segmental wiederholenden Sinnesorgane deutete, nicht immer als ein Kennzeichen des ersten Ringes jeden Segmentes angesehen werden dürfen. Bei Cl. tessellata, sowie bei allen zehnäugigen Hirudineen sind die Augen in den ersten Segmentringen gelegen, aber bei den übrigen Clepsinen theilt man die Kopfgegend nur in ganz willkürlich begrenzte Segmente ein, wenn man sich nach den Augen allein richtet. Die Sinnespapillen, welche jedenfalls den Augen morphologisch sehr nahe stehen, sind zwar im ersten Ringe jedes Segmentes am deutlichsten entwickelt, aber es giebt keinen Ring, wie Apathy (1890) hervorhob, welcher von ihnen ganz frei ist; und so hat man keinen Grund anzunehmen, dass die Augen im Laufe der Zeit nur am ersten Ringe sich entwickeln konnten.

I. Die Leibeshöhle.

Schon am Ende der 40er Jahre zeigte Leydig, dass die Bluträume bei Clepsine, Piscicola, Pontobdella und Branchellion aus zwei verschiedenen Systemen zusammengesetzt seien, und zwar aus einem kontraktilen Gefäßsystem, welches das Blut fortwährend in einer Richtung treibt, und einem nichtkontraktilen System, welches mehr den Charakter einer Lakune trägt. Von den späteren Forschern erkannten Whitman und Bourne auch diesen Unterschied, welcher zwischen den mit Wandung versehenen eigentlichen Blutgefäßen und den der besonderen Wände entbehrenden Lakunenräume besteht. Die letzteren sind es, welche ich in diesem Kapitel eingehend behandeln möchte.

Dass die Flüssigkeit, welche die Lakunen sowie die Blutgefäße füllt, farblos ist, hat es den älteren Forschern sehr schwer gemacht, die letzteren von einander zu unterscheiden. So haben alle Forscher vor Leydig z. B. Filippi (1839), O. F. Müller (1844), Grube (1844), die beiden Räume behandelt, als ob sie morphologisch gleichwerthig seien. Von dem, was jetzt als Lakunen betrachtet wird, beobachteten Filippi und O. F. Müller nur die seitlichen. In seinen zwei früheren Abhandlungen schrieb Grube nichts von den seitlichen Lakunen, erst in seiner Systematik der Anneliden (1851) gab er die Anwesenheit der Lakunen an der Stelle, wo bei anderen Hirudineen ein kontraktiler Seitengefäßstamm existirt, an, und benutzte diese Thatsache als eines der Unterscheidungsmerkmale zwischen seinen Hirudinea und Clepsinea.

Leydig (1849), dessen Schilderung die der vorhergehenden Forscher bei Weitem übertrifft, giebt an, dass bei Clepsine, außer den eigentlichen Gefäßen noch eine Gruppe von Bluträumen vorkommt, die aus drei Stämmen, einer Medianlakune und zwei Seitenlakunen zusammengesetzt ist. Die erstere durchzieht den ganzen Körper vom Kopf bis zum hinteren Saugnapf. Die beiden Seitenlakunen verbinden sich am Kopfende durch eine Schlinge. Zwischen der medianen und den beiden seitlichen Lakunen bildet Leydig elf Querlakunen ab, welche die drei Hauptstämme mit einander in Zusammenhang bringen. Was die Kommunikation zwischen dem Gefäß und dem Lakunensystem betrifft, so lässt er das Rückengefäß hinten frei in die Medianlakune münden.

Budge (1849). welcher ungefähr zu gleicher Zeit mit Leydig seine Untersuchungen veröffentlichte, fand ebenfalls die beiden Seitenlakunen, aber er übersah die Medianlakune gänzlich. Den Unterschied zwischen dem Gefäß- und Lakunensystem erkannte er auch nicht, denn er lässt die gesammten Bluträume aus vier großen Stämmen mit sehr zahlreichen mit jenen in Verbindung stehenden Zweigen bestehen und unter den ersteren rechnet er neben dem Rücken- und dem Bauchgefäße die Seitenlakunen als den dritten und den vierten Stamm. Nach seiner Beschreibung liegen die Seitenlakunen zu beiden Seiten des Körpers und verbinden sich am vorderen und hinteren Körperende durch Querkanäle, welche schmäler sind, als die zur Seite liegenden. Außerdem anastomosiren auch die beiden Seitenlakunen innerhalb eines jeden Ringes durch Querlakunen, welche jedoch in den ersten drei Ringen und im letzten Ringe fehlen. Unter allen Forschern, welche Clepsine untersucht haben, ist Budge derjenige, welcher die zahlreichsten Verbindungsstellen zwischen dem Gefäß- und Lakunensystem schildert; dies rührt jedenfalls von dem Umstande her, dass er beide Systeme als ein einziges betrachtete. Er behauptet nämlich, dass die Seitenlakunen eine Anzahl von Zweigen aussenden, welche eine Verbindung mit dem Rückengefäß einleiten sollen. Er will drei solche Gefäße auf beiden Seiten in der Gegend des 46., 49. und 53. Ringes beobachtet haben, und glaubt, dass noch mehrere vorhanden sind. Auch das Bauchgefäß steht nach seiner Beobachtung im Zusammenhang mit den Seitenlakunen am hinteren Ende des Körpers.

Bidder (1868) untersuchte drei Arten von Clepsine, nämlich Cl. complanata, Cl. marginata und Cl. bioculata und fand, dass im Clepsinenkörper drei Hauptstämme des blutführenden Raumes sich finden, von denen zwei die seitlichen Lakunen sind. Diese Seitenlakunen gehen an beiden Körperenden in einander über. Die Medianlakune, welche er nicht zu den obigen drei Stämmen rechnete, beobachtete er theilweise; er konnte nur an den vorderen und hinteren Körperpartien scharfe Grenzen für sie bestimmen, obgleich er der Meinung war, dass sie die ganze Länge des Thieres einnehme. Von den Seitengefäßen entspringen außerdem Äste, die zur Rücken- und Bauchseite des Thieres sich wenden und hier von beiden Seiten einander entgegenkommen. Die Lakunenbögen, die in dieser Weise gebildet werden, anastomosiren in ihrem Verlaufe nicht selten mit einander. Auf den Ring im mittleren Theile des Körpers kommen vier solche Bögen am Rücken und drei an der Bauchfläche.

Whitman (1878) unterschied das Lakunensystem deutlich vom Gefäßsystem. Das erstere besteht aus einem Marginalsinus und einem Mediansinus, welcher durch Queräste mit dem Marginalsinus verbunden wird. Gewöhnlich finden sich ein Paar Querlakunen, eine linke und eine rechte, zwischen je zwei Somiten; diese Regelmäßigkeit schwindet aber an beiden Körperenden, so dass im Ganzen nur ungefähr 20 Paare vorhanden sind. Sie anastomosiren häufig mit einander oder mit dem Marginalsinus. Zwischen einigen von diesen Lakunen sind manchmal noch andere kleinere Querlakunen zu sehen. Den Mediansinus »in which the ganglionic chain and ventral trunk appear to lie«, konnte er durch die ganze Länge des Körpers verfolgen. Die dicht unter der Haut liegenden Lakunen, welche Bidder beobachtete, fand er nicht. Zwischen dem Gefäß- und dem Lakunensystem wurde keine Kommunikation aufgefunden.

Die Angaben von Hoffmann (1880) über das Lakunensystem sind sehr lückenhaft. Er erkannte den von Leydig betonten und von Whitman bestätigten Unterschied zwischen dem Gefäß- und dem Lakunensystem nicht. Den Befund Whitman's in Betreff des geschlossenen Gefäßsystems bestätigt er, doch konnte er der Beschreibung vom Lakunensystem nicht beipflichten. Den Mediansinus Whitman's fand er nie, und der Marginalsinus Whitman's soll so deutlich von eigenen Wandungen umgeben sein, dass er wohl kein Lakunensystem, sondern ebenfalls ein wirkliches Gefäßsystem bilden müsse. Diese Seitengefäße sollen ferner durch die in jedem Körpersegment vorhandenen transversalen Äste unter einander verbunden sein, welch letztere eben so wie die Seitengefäße selbst mit einer deutlichen Wandung versehen sind. Außerdem sah er in Schnitten Äste von dem lateralen Gefäßstamm ausgehen, welche er bis zu unmittelbarer Nähe des kontraktilen Rückengefäßes verfolgen konnte; und es erschien ihm wahrscheinlich, dass diese Äste in das letztere übergehen.

Lang (1882) erwähnt von dem Lakunensystem im Clepsinenkörper nichts; in seinen Abbildungen stellt er aber zwei Stellen bei Cl. complanata dar, wo das Gefäßsystem in die Lakunen übergehen soll.

Nach der Untersuchung von Bourne (1884) besteht das Lakunensystem von Clepsine aus vier Längsstämmen. Der Ventralsinus durchläuft die ganze Länge des Körpers und umschließt den Nervenstrang, das Bauchgefäß, die Ovarien und die Nephridialtrichter. Der Dorsalsinus läuft ebenfalls von einem Ende des Körpers bis zum andern, doch ohne mit dem Ventralsinus zu verschmelzen. Am Kopf und Schwanzende stehen diese zwei Stämme sowie die Seitenlakunen mit einander in Zusammenhang. Wie sich die Querlakunen verhalten, welche diese vier Stämme mit einander in Verbindung setzen, konnte er nicht angeben. Durch Injektion mit Quecksilber konnte er ungefähr 120 sehr oberflächlich gelegene Querlakunen beobachten, in welche das Quecksilber nicht direkt aus den Seitenlakunen hineinzufließen schien. Ferner fand er an den beiden Rändern ungefähr 10 kleine Lakunenanschwellungen, welche eine rhythmische Kontraktion zeigten und wahrscheinlich die Homologa der ähnlich gelegenen Blasen von Piscicola und Pontobdella darstellen.

Nusbaum (1886) betrachtet die drei Lakunenstämme, die man bei jungen Individuen wahrnimmt, als differenzirte Partien der Leibeshöhle. Sie sind von einander nur durch die dorsoventralen Muskeln getrennt, welche sich an beiden Seiten der Ganglienkette entwickeln. Die Seitendivertikel des Magens und des Darmes, sowie die Hoden liegen in den Seitenlakunen.

Der letzte Forscher, welcher über die Bluträume von Hirudineen gearbeitet hat, ist, so viel ich weiß, Jacquet (1886). Er injicirte Cl. complanata mit Bleichromat und zwar in die Seitenlakunen, und bemerkte, dass, nachdem sich die beiden Seitenlakunen mit der farbigen Flüssigkeit gefüllt hatten, die letztere in der Richtung nach den Darmdivertikeln durch feine Kanäle hinfloss, und dieselben sowie den ganzen Verdauungskanal vollständig ausfüllte. Die schon von Bidder beschriebenen Lakunenbögen, welche die beiden Seitenlakunen mit einander vereinigen, fand er ebenfalls. Da er alle Räume (ausgenommen den Darmtractus), in welche seine Injektionsmasse hineinfloss, für Blutgefäße hielt, so kam er zu keiner Unterscheidung zwischen Gefäß- und Lakunensystem.

Eigene Beobachtungen.

Für Erforschung des Lakunensystems, welches ich mit Leuckart, Whitman und Bourne aus den später anzugebenden Gründen als Leibeshöhle betrachte, habe ich hauptsächlich Schnittpräparate benutzt. Da sich unter allen Formen die jungen, noch nicht geschlechtsreifen Individuen von Cl. tessellata am geeignetsten zur Erforschung der Zahl und der Lagenverhältnisse der Hauptstämme zeigten, so beginne ich mit der Beschreibung eines solchen. Fig. 1 stellt einen Querschnitt dar, welcher durch den Vordertheil des Körpers geführt ist. In der Mitte des Schnittes sieht man einen großen Hohlraum (*ml*), welcher den Rüssel (*r*), das Bauchganglion (*n*) und die zwei Gefäße (*dg*, *vg*), ein dorsales und ein ventrales, umschließt. An der linken Seite, in unmittelbarer Nähe des Körperrandes, findet sich noch ein bedeutend kleinerer Raum (*sl*). Zwischen diesen zwei Räumen ist, außer dem Schnitte der Magenaussackung (*m*), ein dritter gelegen (*zl*), an dessen Wänden die Nephridialzellen (*nph*) gelagert sind. Diese drei Räume nenne ich nach ihrer Lage Mittel-, Seiten- und Zwischenlakune. Verfolgen wir die Schnittserien nach hinten, so stoßen wir bald auf Verhältnisse, wie sie in Fig. 2 dargestellt sind. Dieselbe ist nach einem Schnitte gezeichnet, welcher die Magenaussackung im mittleren Körpertheile trifft. Hier findet man wiederum die Seitenlakune (*sl*) in der linken Seite der Figur. Die Zwischenlakune (*zl*) ist in eine kleine Anzahl von Räumen gespalten, deren Wänden wiederum die Nephridialzellen (*nph*) anliegen. In der Mitte des Schnittes sind zwei Lakunen, die eine findet sich (*dl*) oberhalb des hier weit verbreiterten Magens (*m*) und enthält das Dorsalgefäß (*dg*), während die andere, viel geräumigere (*vl*), unter dem Magen liegt und Bauchmark (*n*) und Ventralgefäß (*vg*) umfasst. Die Medianlakune ist also hier durch die breiten Aussackungen des Magens verhindert, einen einheitlichen Raum zu bilden; sie zerfällt vielmehr in zwei Lakunen, die ich mit den Namen der Dorsal- und Ventrallakunen bezeichnen will. Weiter nach hinten vereinigen sich diese zwei Lakunen abermals, wie es die Fig. 3 zeigt. Diese Figur, welche einen vom hinteren Körpertheil stammenden Querschnitt darstellt, zeigt eine große Ähnlichkeit mit Fig. 1. An der linken Seite erblickt man die Seitenlakune (*sl*). In der Mitte des Schnittes liegt ein großer Raum, die Medianlakune (*ml*), welche aus der Wiedervereinigung der Dorsal- und Ventrallakune hervorgegangen ist und genau wie die gleichnamige Lakune in Fig. 1 den Darm (*d*), das Bauchmark (*n*) und die zwei Blutgefäße, das dorsale (*dg*) und das ventrale (*vg*) enthält. Zwischen den Median- und Seitenlakunen außer dem letzten Paare der Magenblindsäcke (*m*) noch einige kleine Räume (*zl*), welche sich zwischen den Nephridialzellen (*nph*) finden; diese sind die Zwischenlakunen.

Aus der Betrachtung dieser drei Figuren können wir leicht konstatiren, dass die Leibeshöhle hauptsächlich aus den folgenden fünf Längsstämmen besteht: 1) aus einer Medianlakune, welche in der Gegend, wo der Magen seitliche Aussackungen hat, in eine Dorsal- und eine Ventrallakune zerfällt; 2) u. 3) aus einem Paar Seitenlakunen, welche an beiden Rändern des Körpers gelegen sind und die ganze Länge hindurch einfach bleiben, und 4) u. 5) aus einem Paar Zwischenlakunen, welche je nach dem Lagenverhältnis der Nephridialzellen bald einfach, bald gespalten, zwischen den beiden oben genannten Lakunenstämmen verlaufen. Diese fünf Stämme sind bei allen Arten vorhanden und zeigen, obgleich sie in ihrer Gestalt weit von einander abweichen können, doch überall dieselben Verhältnisse zu einander wie zu den übrigen Organen des Clepsinenkörpers.

Medianlakune. Diese Lakune erstreckt sich vom Kopfende bis in die Gegend des Afters. An ihrem vorderen Ende steht sie mit dem Verbindungskanal der Seitenlakunen in Zusammenhang. Sie ist hier noch ganz schmal und umschließt nur die Mundhöhle (Fig. 4). Nach hinten wird sie allmählich breiter, indem verschiedene Organe, wie die Schlundganglienmasse, das Dorsal- und Ventralgefäß und der Rüssel in ihr Aufnahme finden. Vor der Abzweigung des ersten Paares der Magenblindsäcke zerfällt sie in zwei Lakunen, in die dorsale und die ventrale. Die Stelle dieser Trennung ist nicht bei allen Species gleich, da das erste deutliche Paar der Blindsäcke bei verschiedenen Arten in verschiedenen Körperregionen liegt. Bei Cl. tessellata ist sie im VII. Segment gelegen, bei Cl. marginata im XI., bei allen übrigen Arten im XII. Von dieser Stelle an verläuft die Dorsallakune oberhalb des Intestinaltractus, und die Ventrallakune unterhalb desselben und zwar so weit, als der Magen und der Darm seitliche Aussackungen haben. Die dorsale Lakune ist verhältnismäßig sehr schmal und enthält nur das Dorsalgefäß, während die Ventrallakune bedeutend größer ist und außer der Ganglienkette und dem Ventralgefäße noch die sämmtlichen weiblichen Geschlechtsorgane sowie die viel gewundenen Samenleiter umfasst. An der Stelle, wo die Blindsäcke des Darmes aufhören, vereinigen sich die beiden Lakunen wieder zur medianen. Diese Wiedervereinigung findet bei allen Arten übereinstimmend ungefähr im XXII. Segmente statt. Von hier an liegen der Darm, das Bauchmark und die zwei Blutgefäße wieder in einer einheitlichen Medianlakune, welche das Bauchmark bis in den Saugnapf begleitet.

Die Dorsal- und die Ventrallakune sind keineswegs vollkommen von einander getrennt. Sie sind nur durch die Aussackungen des Magens und des Darmes verhindert einen einheitlichen Lakunenstamm zu bilden. Bei geschlechtsreifen Thieren nehmen die Hoden einen ziemlich ansehnlichen Raum zwischen den Magen- und den Darmaussackungen ein und tragen somit auch dazu bei, die Dorsal- und die Ventrallakune deutlicher von einander zu trennen. Immerhin bleibt zwischen jedem Magenblindsacke und dem vorhergehenden Hoden ein Raum frei, welcher den Rest der Medianlakune darstellt und weder der dorsalen noch der ventralen Lakune zuzurechnen ist. Zwischen dem Magenblindsacke und dem nachfolgenden Hoden liegt ebenfalls ein solcher Raum; gewöhnlich ist er aber von viel geringerer Größe.

In der Gegend der Darmblindsäcke bei allen Arten und auch der vier vordersten Magenblindsäcke bei Cl. tessellata sind die Verbindungsräume zwischen der Dorsal- und der Ventrallakune sehr deutlich. Hier zeigen der Intestinaltractus und seine Blindsäcke einen viel kleineren Durchmesser als in der eigentlichen Magenregion. In einem Schnitte, der zwischen zwei Darmaussackungen geführt ist (Fig. 15), sieht man keine Grenze zwischen den zwei Längsstämmen; sie bilden hier mit den seitlichen Resten der Medianlakune einen einheitlichen Hohlraum, in welchem der Darm frei schwebt. Sogar in einem Schnitt, welcher die seitlichen Aussackungen trifft, fehlt der Verbindungsraum nicht gänzlich. Bei Cl. marginata und Cl. tessellata findet sich ein dünner Raum (Fig. 18 *il*), welcher die Wände der den Darm umfassenden Blutgefäße von der Bindegewebssubstanz der Körperwand trennt. Bei anderen Arten liegen die Wände der Blutgefäße der Bindegewebsmasse dicht an, aber es bedarf nur geringer Kraft, um sie von einander zu trennen. Wenn man z. B. die Lakunen injicirt, so dringt die farbige Flüssigkeit, nachdem sie alle vorhandenen Hohlräume gefüllt hat, auch in diese durch den Druck gebildeten Zwischenräume. Der Darm liegt so zu sagen frei in der Medianlakune, welche in dieser Gegend genau dieselbe Form zeigt wie der Darm selbst.

Die Medianlakune enthält eine Anzahl Septa. Das erste von ihnen liegt im vordersten Theile des Kopfes, vielleicht im II. oder III. Segment und hat die Gestalt eines mit der Spitze nach hinten gelegenen tiefen Trichters. Das zweite ist ebenfalls trichterförmig; sein Rand ist ungefähr zwischen dem III. und IV. Segmente befestigt. Es trägt in seiner

Wand viele Blutgefäße, welche nach hinten verlaufen und zur Bildung des Bauchgefäßes zusammentreten. Das dritte Septum, welches fast schlauchförmig nach hinten verlängert ist, setzt sich im V. Segment an der Wand der Medianlakune an. Sein hinteres Ende umschließt den Ösophagus und ist mit demselben kurz hinter der Stelle verbunden, wo die Wand der Mundhöhle sich mit dem Rüssel vereinigt. Von hier an fehlen die Septa in einigen Segmenten. Das nächste deutlich wahrnehmbare Septum liegt zwischen dem IX. und X. Segmente gerade vor dem X. Ganglion. Zwischen dem X. und XI. Segmente, d. h. dicht vor dem XI. Ganglion ist noch ein weiteres Septum gelegen (Fig. 4). Von hier an ist die Medianlakune von den Ovarien und den Samenleitern erfüllt, und man sieht in ihr fast bis zu ihrem hinteren Ende keine Septa mehr. Erst zwischen dem XXII. und XXIII. Segmente kommt das sechste deutliche Septum zu Stande und stellt das erste von der Septenreihe dar, welche bis zu der Stelle zwischen dem XXVI. Segmente und dem hinteren Saugnapf fortläuft. Das letzte trennt das XXVI. Ganglion deutlich von der Saugnapfganglionmasse. Alle Septa theilen die Medianlakune nur ganz unvollkommen; sie lassen stets mehr oder weniger große Öffnungen in derselben frei. Die hinteren Septa spannen sich zwischen der Darmwand und der bindegewebigen Hülle der Medianlakune aus (Fig. 16 *spt*). Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Septa ursprünglich segmental angeordnet, aber durch die lokalen Verhältnisse verhindert sind, diese Regelmäßigkeit zur Schau zu tragen. Die Anwesenheit des ausstülpbaren, sich kräftig bewegenden Rüssels würde die Bildung der Septa in der Gegend zwischen dem V. und X. Segmente sehr hindern. Zwischen dem XI. und XXII. füllen die Ovarien und die Samenleiter fast den ganzen Raum der Medianlakune aus; da diese Organe bei jeder Bewegung des Thieres ihre Lage verändern, so würde die Entwicklung der Septa auch hier keine Vortheile bieten.

Seitenlakunen. Dieselben sind zwei einfache Kanäle, welche an den beiden Rändern des Körpers entlang laufen. Sie bieten in ihrem mittleren Verlauf keine Besonderheiten; nur an den beiden Körperenden zeigen sie Verhältnisse, welche vielleicht einer näheren Beschreibung bedürfen. Hier treten sie nämlich mit einer ringförmigen Lakune in Verbindung, welche sich im Rande des vorderen, bezw. des hinteren Saugnapfes findet (Fig. 5, 10, 17 *rl*). Bei erwachsenen Thieren liegt die Ebene der beiden Saugnäpfe horizontal, und folglich erscheinen die vordere Hälfte der vorderen Ringlakune und die hintere Hälfte der hinteren als Fortsetzungen der Seitenlakunen. Bei jungen Exemplaren aber bilden die beiden Saugnäpfe einen Winkel mit der Horizontalebene, und es tritt in Folge dessen die Grenze zwischen den Seitenlakunen und den Ringlakunen viel deutlicher hervor. Die vordere Ringlakune steht außerdem mit der Medianlakune an zwei Punkten in Verbindung. Einmal stößt der vorderste Theil der letzteren an den Mittelpunkt des vorderen Bogens der Ringlakune, zum anderen verläuft der hintere Bogen unterhalb der Medianlakune, doch schmelzen beide in dem medianen Theile zusammen. Die Ringlakune im hinteren Saugnapfe kommunicirt nur mit den Seitenlakunen.

Zwischenlakunen. Während die Median- und die Seitenlakunen bei allen Arten dieselbe Form besitzen, zeigen die Zwischenlakunen viele Abweichungen bei den verschiedenen Species. Sie durchlaufen nicht den ganzen Körper, sondern sie nehmen ihren Ursprung erst im VI. Segmente an der Stelle, wo die ersten Nephridienzellen gelegen sind. Von da an laufen sie bis in die Afterregion. Sie stellen nichts Anderes dar als die Räume, welche zwischen den dorsoventralen Muskeln, den Nephridialzellen und der Bindegewebsmasse liegen. Es ist hiernach selbstverständlich, dass bei solchen Arten, die weniger Muskeln und kleinere Nephridialzellen haben, die Zwischenlakunen größer und einfacher sind als bei Arten mit mehr Muskeln und größeren Nephridialzellen. In dieser Hinsicht können wir die Clepsinen in folgende Reihe ordnen: Cl. tessellata, Cl. marginata, die übrigen Arten mit Cl. complanata als die letzte Serie. Beiläufig erwähne ich, dass diese Ordnung der Species beim Studium vieler anderer Organe auch ganz gerechtfertigt erscheint.

Bei Cl. tessellata sehen wir den einfachsten Typus der Zwischenlakunen. Hier sind die dorsoventralen Muskeln außerordentlich schwach ausgebildet, der Körper ist nie stark abgeplattet, und die Nephridialzellen erreichen niemals die Größe, welche z. B. die der Cl. complanata besitzen. Bei jungen Thieren findet man in jedem Querschnitt zwischen der Median- und der Seitenlakune einen bis vier Hohlräume, in welche die Zwischenlakune zerspaltet ist (Fig. 1, 2, 3 *zl*). Freilich steigt die Zahl dieser Räume und auch ihre Größe mit dem Alter, aber die ganze Lakune bleibt immerhin ziemlich einfach. Bei erwachsenen Thieren sind die Hohlräume, welche die Nephridialzellen umhüllen, sehr groß, so dass sie nur durch dünne bindegewebige Scheidewände von einander getrennt sind. Bei Cl. marginata ist der Körper stark abgeplattet, und die dorsoventralen Muskeln sind wohl entwickelt. Hier zerfällt die Zwischenlakune in eine größere Anzahl anastomosirender Kanäle, welche sich zwischen den Muskeln und zwischen den Nephridialzellen ausdehnen. Die einzelnen Kanäle zeigen einen viel geringeren Durchmesser als die der letzten Art, aber man erkennt auf Schnitten noch ganz leicht, dass sie einen zusammenhängenden Hohlraum bilden, in welchem die Nephridialzellen durch eine Anzahl von Balken suspendirt sind. Bei Cl. complanata, welche einen sehr flachen Körper und zugleich stark entwickelte dorsoventrale Muskeln hat, besteht die Zwischenlakune aus zahlreichen, feinen Kanälen (Fig. 10, 13 *zl*). Die Muskelfasern und die außerordentlich großen Drüsenzellen der Nephridien nehmen einen großen Raum in Anspruch, so dass die Zwischenlakune zwischen den genannten Organen stark zerklüftet erscheint. So stellt sie ein Netzwerk dar, welches den sonst soliden Körpertheil durchsetzt. An gewissen Stellen, z. B. oberhalb und unterhalb der Hoden, wo die Schleifenkanäle liegen, sammeln sich die feinen Kanäle in mehr oder minder großen Lakunen. Nach den beiden Körperenden zu ist die Zwischenlakune auch bei Cl. complanata ganz einfach (Fig. 16, 17 *zl*).

Kommunikationen zwischen den Längsstämmen. Die fünf Lakunenstämme, welche ich oben beschrieben habe, sind durch Querlakunen vereinigt, welche sich regelmäßig in jedem Segment wiederholen. Die Fig. 8, welche aus drei nahe liegenden Querschnitten vom vorderen Körpertheil einer Cl. complanata zusammengesetzt ist, zeigt zur Genüge, wie die Querlakunen sich verhalten. Zwischen zwei Segmenten finden sich drei Querlakunen. Die eine (*sc*) bringt die Seitenlakune und die Zwischenlakune in Zusammenhang. Die anderen zwei vereinigen die letztere mit der Medianlakune, jedoch an verschiedenen Punkten. Eine derselben (*dc*) mündet in den dorsalen Theil der Medianlakune, während die andere (*vc*) nach dem ventralen Theil derselben läuft. Da diese drei Querlakunen mit den Zwischenlakunen an einer Seite kommuniciren, so will ich sie nach den Lakunen benennen, mit welchen sie an der anderen Seite zusammenhängen; unter seitlicher Kommunikationslakune verstehe ich also die, welche die Zwischenlakune mit der Seitenlakune verbindet; die dorsale bezw. ventrale Kommunikationslakune führt von der Zwischenlakune nach der Rücken- bezw. Bauchlakune. Die Dreizahl dieser Querlakunen ist bei allen Arten und in allen Körperregionen konstant, und ihre Lagenverhältnisse bleiben in wesentlichen Zügen auch überall dieselben. In Einzelheiten aber zeigen sie manche Abweichungen bei verschiedenen Arten und auch in verschiedenen Regionen bei derselben Species.

Fig. 10 ist eine schematische Darstellung des Lakunensystems im vorderen Körpertheil von Cl. complanata. An beiden Seiten der Figur sieht man die Seitenlakunen (*sl*), welche vorn mit der vorderen Ringlakune (*rl*) zusammenstoßen. In der Mitte liegt die große kegelförmige Medianlakune. Zwischen den beiden Lakunen findet sich an jeder Seite die Zwischenlakune, welche aus einer Anzahl anastomosirender Kanäle zusammengesetzt ist. In den drei letzten Segmenten der Figur, nämlich in dem VI., VII. und VIII., sind die fünf Längsstämme durch die drei Kommunikationslakunen verbunden. Die seitlichen Kommunikationslakunen (*sc*) liegen nicht immer senkrecht zur Längsachse des Körpers; gegen das Kopf- und Schwanzende zu nehmen sie eine schräge Lage ein, indem ihre inneren Enden sich dem Mittelpunkt des Körpers nähern. Sie zeigen dasselbe Verhalten wie viele andere Organe, welche ebenfalls quer gelagert sind, wie die Nervenstämme und die Magenblindsäcke. Auch die Ebenen, in welchen die dorsalen und die ventralen Kommunikationslakunen liegen, sind nicht immer vertikal. In der Figur sind alle dorsalen Kommunikationslakunen mit ihrem dorsalen Ende mehr oder weniger nach vorn gerückt im Gegensatz zu den entsprechenden ventralen. Dies kommt zu Stande durch die geneigte Lage der einzelnen Ringe in der Kopfregion. Je weiter nach vorn ein Ring gelegen ist, desto stärker ist er geneigt, d. h. sein Rückenbogen ist nach vorn, sein Bauchbogen nach hinten gerichtet, und dem entsprechend ist der Abstand zwischen der dorsalen und der ventralen Kommunikationslakune im VI. Segment größer als im VII. und so fort. Die Fig. 6 und 7 stellen Theile von Horizontalschnitten dar, welche eine dorsale bezw. ventrale Kommunikationslakune treffen und den Übergang derselben in die Zwischen- und die Medianlakune zeigen.

Wenn auch auf denselben Typus zurückzuführen, weist doch das Lakunensystem im mittleren Körpertheil andere Verhältnisse auf. Hier ist die Medianlakune nicht mehr ein einfaches Rohr, sondern sie ist in die dorsale (*dl*) und die ventrale (*vl*) gespalten, deren jede durch die Kommunikationslakunen selbständig mit den Zwischenlakunen verbunden ist. Die letzteren erleiden durch die Anwesenheit der großen Magenblindsäcke und der Hoden auch eine Änderung ihrer Lage. Sie sind hier nicht mehr so einfach wie in Fig. 10; sie weichen den genannten Organen aus und rücken mehr nach der dorsalen und der ventralen Seite so wie nach den Körperrändern. Da ihre einzelnen Kanäle sehr zerstreut sind, so folgt hieraus, dass die Kommunikationslakunen viel kürzer sein müssen als in der Kopfregion. Die ventralen Kommunikationslakunen liegen stets unter einem Magenblindsacke und besitzen eine ansehnliche Größe. Wenn man eine derselben von der Medianlakune aus verfolgt, so bemerkt man, dass sie sich bald in zwei Äste spaltet; der eine verläuft gerade nach dem Körperrande und tritt mit den anderen Kanälen der Zwischenlakune zusammen, während der andere sich nach vorn wendet und in die große Lakune unterhalb des Hodens mündet. Als die dorsale Kommunikationslakune betrachte ich den kurzen, nicht deutlich begrenzbaren Lakunentheil, welcher zwischen der Dorsallakune und der großen Lakune oberhalb des Hodens verläuft. Fig. 13 ist eine schematische Darstellung des Lakunensystems im mittleren Körpertheil einer Cl. complanata. Außer den Längsstämmen und den Kommunikationslakunen enthält dieselbe noch eine Gruppe von Lakunen, nämlich von dicht unter der Haut gelegenen Lakunen, von welchen später die Rede sein wird. Aus den zahlreichen, in drei verschiedenen Richtungen geführten Schnitten, nach welchen das obige Schema rekonstruirt wurde, habe ich zwei Querschnitte in Fig. 11 und 12 abgebildet. Die erstere stellt einen Querschnitt dar, welcher die Magenaussackungen trifft; sie zeigt, wie die dorsale, die ventrale und die seitliche Lakune mit den Zwischenlakunen kommuniciren. Fig. 12 zeigt einen Querschnitt, welcher den hinteren Theil des Hodens und damit auch die großen Lakunen oberhalb und unterhalb desselben sowie die dorsoventralen Reste (*mlr*) der Medianlakune trifft.

In der Region der Darmaussackungen verhält sich das Lakunensystem im Wesentlichen wie in der Magenregion. Nur sind die dorsale und die ventrale Lakune nicht so deutlich von einander getrennt, und die Verbindungsbrücken zwischen denselben nehmen einen viel größeren Raum ein. Bei einigen Arten, bei welchen die Medianlakune den Darm mit seinen sämmtlichen Blindsäcken gänzlich umhüllt, kommt die deutliche Trennung der dorsalen und ventralen Lakunen überhaupt nicht zu Stande. Die feinen Kanäle der Zwischenlakunen liegen zwischen dem letzten Paar der Magenaussackungen und den Seitenlakunen. Die Art der Verbindung der ersteren mit den übrigen drei Lakunenstämmen ist dieselbe wie in der Magenregion. Die zwei Querschnitte (Fig. 14 und 15) stammen aus der Darmgegend einer Cl. complanata. Der eine trifft den Darm an der Stelle, wo die seitlichen Aussackungen ihren Ursprung nehmen, der andere zwischen den Ausgangspunkten zweier auf einander folgender Aussackungen. Wenn man diese zwei Querschnitte mit den in Fig. 11 und 12 gegebenen vergleicht, und das letzte Schema hiernach gehörig modificirt, so kann man sich leicht eine schematische Vorstellung über den Verlauf der Lakunen in der Darmregion machen.

In der hinteren Körperregion zeigt das Lakunensystem mit dem der Kopfgegend wieder eine große Ähnlichkeit, welche hauptsächlich durch folgende zwei Thatsachen bedingt ist. Erstens ist die Medianlakune wieder einfach, und zweitens sind die einzelnen Kanäle der Zwischenlakune weder so zahlreich noch so zerstreut wie im mittleren Körpertheil. Fig. 17 ist eine schematische Darstellung des Lakunensystems in der hinteren Region einer Cl. complanata. Man sieht ohne Weiteres die auffallende Ähnlichkeit der Figuren 10 und 17. Die eine

Figur ist, so weit es das Lakunensystem betrifft, eigentlich nur eine Kopie der anderen; der einzige Unterschied besteht darin, dass die Medianlakune sich in dem einen Falle weiter ausdehnt als im anderen. Die Verschiedenheit zwischen der Lage des Mundes und des Afters, welche natürlich durch die verschiedene Natur der beiden Öffnungen bedingt ist, bringt mit sich auch die erwähnte Abweichung bei der Medianlakune. Fig. 16, einen Theil eines Horizontalschnittes des hinteren Körpertheiles einer Cl. complanata darstellend, zeigt, wie einfach die Zwischenlakunen in dieser Gegend, auch bei dieser Species, sind. Die Lage der drei Querlakunen unterliegt derselben Regel, wie ich sie bei der Beschreibung der Lakunen in der Kopfgegend dargelegt habe. Die Ebene, in welcher die dorsalen und die ventralen Kommunikationslakunen liegen, ist parallel mit der des Ringes; hier liegen die ventralen immer nach vorn, die dorsalen dagegen nach hinten. Auch die seitlichen Kommunikationslakunen weisen eine geneigte Lage auf.

Ich habe oben bei der Schilderung der Kommunikationslakunen stets Cl. complanata als Typus angenommen, weil diese Form im Vergleich zu den anderen längere Querlakunen besitzt. Wo die Zwischenlakunen einen großen Raum einnehmen, können die Kommunikationslakunen keine bedeutende Länge haben. Fig. 19 stellt einen horizontalen Schnitt durch die seitliche Kommunikationslakune bei Cl. papillosa dar; auffallend an derselben ist vor Allem die Kürze der Querlakune (*sc*). Die Zahl und die Lage derselben aber bleibt bei sämmtlichen Arten, die ich untersucht habe, stets die gleiche.

Hypodermale Lakunen. Ich habe schon früher erwähnt, dass es außer den fünf Längsstämmen und den Kommunikationslakunen noch eine Gruppe von sehr oberflächlich gelegenen Querlakunen giebt. Diese liegen direkt unter der Körperhaut, und so bezeichne ich sie mit dem Namen der Hypodermallakunen. Sie verlaufen an der Rücken- und Bauchfläche und dehnen sich über die ganze Breite des Thieres aus. Ihre regelmäßige parallele Anordnung ist auffallend. Sie sind bei allen Arten vorhanden, jedoch in verschiedener Zahl. Cl. bioculata besitzt in jedem Ringe eine Hypodermallakune. Bei den übrigen Arten beträgt ihre Zahl in der Regel zwei bis drei in einem Ring, bei Cl. complanata sogar bis vier. Am Kopfende findet man stets eine kleine Anzahl von Ringen, welche ihrer entbehren, am hinteren Ende dagegen höchstens einen solchen.

Die Hypodermallakunen nehmen ihren Ursprung in den Seitenlakunen. Von hier an verlaufen sie an der Rücken- und der Bauchseite quer über den Körper. In ihrem Verlaufe anastomosiren sie nicht selten und erhalten auch Äste von Zwischenlakunen. Mit der Medianlakune aber stehen sie niemals in direktem Zusammenhang, sie verlaufen stets über, bezw. unter derselben, ohne mit ihr in Berührung zu kommen. Die schematische Figur des Lakunensystems im mittleren Theil des Körpers (Fig. 13) zeigt auch die Beziehungen der Hypodermallakunen zu den anderen Lakunen. Die Kommunikationslakunen, welche die Hypodermallakunen mit den Zwischenlakunen verbinden (*hc*), sind verschieden geneigt; in der Mehrzahl der Fälle jedoch liegen sie in einer Ebene, welche senkrecht zur Längsachse steht.

Die Art des Austritts der Hypodermallakunen aus den Seitenlakunen ist nicht überall dieselbe. Bei Cl. bioculata, welche in jedem Ringe nur eine hypodermale Lakune hat, sowie bei den übrigen Species in denjenigen Ringen, welche je nur eine solche enthalten, ist das Verhältnis ganz einfach. Hier gehen die Hypodermallakunen der Rücken- und der Bauchfläche am Rande des Körpers in einander über, und bilden somit einen vollkommenen Ring, dessen äußerste Punkte mit den Seitenlakunen durch einen ganz kurzen Kanal in Verbindung stehen. In anderen Fällen, wo mehrere Hypodermallakunen in einem Ringe vorhanden sind, vereinigen sich dieselben zu einer breiten Lakune, welche ihrerseits mit der Seitenlakune kommunicirt. Außerdem kann es auch vorkommen, dass in einem Ringe eine Hypodermallakune einen selbständigen Ursprung in der Seitenlakune nimmt, während die übrigen in oben erwähnter Weise sich vereinigen. Fig. 20 und 21 zeigen Horizontalschnitte, welche die Kommunikation zwischen den Hypodermallakunen mit den Seitenlakunen treffen. Aus der letzteren Figur sieht man auch, wie sich die seitliche Kommunikationslakune manchmal gabelt.

Die zelligen Bestandtheile des Lakuneninhalts. In der Flüssigkeit, welche die Hohlräume des Lakunensystems ausfüllt, finden sich zahlreiche Zellen von verschiedener Größe. Bei näherer Untersuchung ergiebt sich, dass sie nicht alle von gleicher Natur sind, sondern sich deutlich in zwei Kategorien unterscheiden lassen. Die einen, welche bedeutend kleiner sind als die anderen, schwimmen in den Lakunen eben so wie in den Blutgefäßen. Sie entsprechen den Blutkörperchen der anderen Hirudineen und sollen im nächsten Kapitel genauer behandelt werden. Die zweiten sind Zellen von ansehnlicher Größe und sind auf das Lakunensystem beschränkt. Sie scheinen der Gattung Clepsine eigenthümlich zu sein. In frischem Zustand sind diese Zellen rund oder oval. Sie sind weich und biegsam, zeigen jedoch keine selbständige Bewegung. Sie messen in der Regel 20 bis 25 μ und enthalten einen deutlichen Kern, in welchem ein Kernkörperchen vorhanden ist (Fig. 26). Das Protoplasma weist eine schwammige

Struktur auf. Durch Doppelfärbung mit Boraxkarmin und Indigkarmin färbt sich der Kern roth, das Protoplasma dagegen tief blau. Bei anderen Doppelfärbungen, z. B. mit Hämateïn und Eosin, oder mit Hämatoxylin und Pikrinsäure, verhält sich das Protoplasma ungefähr wie Muskelfasern oder Nervenfasern. Diese Thatsachen geben der Vermuthung Raum, dass die Substanz dieser Zellen, welche den Kern umgiebt, nicht aus eigentlichem Protoplasma bestehe, sondern irgend einem physiologischen Zwecke entsprechendes Umwandlungsprodukt des Protoplasma sei.

In Schnitten von erwachsenen Thieren findet man diese Zellen nicht nur frei im Lakunenraum, sondern auch an der Wandung hier und da festsitzend. Zunächst macht es den Eindruck, als ob diese auch freie Zellen seien, welche zeitweilig festsitzen. Wenn man aber die jungen Thiere untersucht, so gewinnt man bald die Überzeugung, dass dies nicht der Fall ist. Die Zellen sind ursprünglich alle festsitzend und reißen sich später von der Wandung ab, um frei zu werden. In Fig. 22 habe ich eine Stelle aus einem Querschnitte einer jungen Cl. tessellata abgebildet, in welcher die bindegewebige Wandung der Lakune dicht mit solchen Zellen ausgekleidet ist. Hier bilden sie ein echtes Epithel. Mit dem Wachsthum des Thieres lösen sich die Zellen allmählich ab. In Schnitten von einer vollkommen erwachsenen Cl. tessellata, welche Hunderte von Jungen an der Bauchseite trug, fand ich keine festsitzenden Zellen mehr.

Die freischwimmenden, sowie die festsitzenden Zellen vermehren sich durch Theilung. Dabei theilt sich der Kern amitotisch, worauf eine Abschnürung des Zellleibes folgt. Die Zwischenstadien der Theilung sind nicht selten zu beobachten; beinahe in jedem Schnitt findet man einige (Fig. 26).

Cl. tessellata, welche, wie ich schon oben andeutete, in vielen Beziehungen von anderen Arten abweicht, besitzt in den Lakunenräumen freie Zellen von ungewöhnlicher Größe (40—50 μ). Bei erwachsenen Exemplaren weisen diese Zellen in der Mitte des Zellleibes eine körnige Partie auf, in oder an welcher der Kern gelagert ist (Fig. 27). Diese Eigenthümlichkeit kommt allmählich zu Stande durch die Anhäufung der Körner in der ursprünglich einfacheren Zelle, welche mit den entsprechenden Zellen bei anderen Arten vollkommen übereinstimmt. Bei jungen Individuen also sind die freien Zellen denen der übrigen Species sehr ähnlich (Fig. 22).

Rückblick auf die früheren Angaben.

Da das Lakunensystem, wie wir oben gesehen haben, ziemlich komplicirt gebaut ist und nur mit Hilfe der Schnittmethode genau untersucht werden kann, so ist es kein Wunder, dass diejenigen Forscher, welche den Wurm nur in toto betrachteten, kein vollständiges Bild dieses Systems gewonnen haben. Die Seitenlakunen, sowie die distalen Hälften der beiden Ringkanäle, liegen dicht am Rande des Körpers, wo er am dünnsten und durchsichtigsten ist; sie sind in Folge dessen von keinem Beobachter übersehen worden, und die einzigen Theile des Lakunensystems, welche von den ältesten Autoren, wie Filippi, O. F. Müller und Grube erkannt wurden.

Leydig (1849) war der Erste, welcher die Anwesenheit der Medianlakune feststellte. Er erkannte die Zwischenlakunen nicht und so zeichnete er eine Anzahl von einfachen Querlakunen, welche die Medianlakune direkt mit den Seitenlakunen verbinden. Seine Angabe, dass das Dorsalgefäß sich nach hinten frei öffne, ist, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, nicht richtig. Sein Hauptverdienst ist, dass er den Unterschied zwischen dem Gefäß- und dem Lakunensystem zum ersten Male betonte.

Budge (1849) erkannte vom Lakunensystem nur die dem Körperrand nahe liegenden Theile. Er übersah die Median-, die Zwischen- und die Kommunikationslakunen, aber er fand eine andere Gruppe von Lakunen, welche von Leydig nicht beobachtet worden waren, nämlich die Hypodermallakunen. Dies rührt daher, dass die von ihm untersuchte Species, Cl. bioculata, diese Lakunen am deutlichsten zur Schau trägt. So weit es diese Lakunen betrifft, ist seine Abbildung ganz richtig; da er die Zwischenlakunen nicht erkannte, so fand er natürlich die Verbindung der ersteren mit den letzteren auch nicht. Die zahlreichen Verbindungskanäle, welche er zwischen dem Dorsalgefäße und den Seitenlakunen beobachtet haben will, existiren in Wirklichkeit nicht. Es ist wahrscheinlich, dass das, was er für die Mündungen solcher Kanäle in die Seitenlakunen hielt, nichts Anderes war als seitliche Kommunikationslakunen. Dass das Bauchgefäß mit der Seitenlakune in Verbindung stehen soll, kann ich auch nicht bestätigen.

Bidder (1868) beobachtete die Seitenlakunen, die Hypodermallakunen und einen Theil der Medianlakune. Nach der Zahl, welche er für die Hypodermallakunen angab, zu urtheilen, scheint er diese Lakunen nur bei Cl. complanata untersucht zu haben.

Die Angaben Whitman's (1878) über das Lakunensystem sind denen

Leydig's sehr ähnlich. Er untersuchte kleine gequetschte Thiere und erkannte desshalb die Grenze zwischen den Ring- und Seitenlakunen nicht. Er betrachtete die Seitenlakunen und die distalen Hälften von beiden Ringkanälen als eine Lakune und nannte sie »Marginalsinus«, weil sie nur »a continuous channel, passing entirely around the animal« darstellen. Auch lässt er, wie Leydig, die Seiten- und die Medianlakune durch einfache Querlakunen direkt mit einander kommuniciren; doch gab er die Zahl der letzteren auf ungefähr 20 an. Die Zwischen- und die Hypodermallakunen wurden von ihm nicht beobachtet.

Hoffmann (1880) untersuchte Schnittpräparate von Clepsine und fand die Medianlakune nicht. Dass die Seitenlakunen mit einer eigenen Wandung versehen sein sollen, muss ich entschieden leugnen. Transversale Lakunen, die er in jedem Körpersegment zwischen den Seitenlakunen gefunden haben will, existiren auch nicht. Wahrscheinlich hat er die seitlichen Kommunikationslakunen gesehen und sie für die beiden Enden seiner transversalen Lakunen in Anspruch genommen. Außerdem will er Äste der Seitenlakunen beobachtet haben, welche nach seiner Vermuthung die Seitenlakunen mit dem Dorsalgefäß verbinden. Da solche Äste überhaupt nicht vorhanden sind, so ist es sehr wahrscheinlich, dass er die dorsalen Kommunikationslakunen auf seinen Schnitten fand und eine kurze Strecke hindurch verfolgte. Dass sich diese nicht in das Dorsalgefäß öffnen, darüber ist jeder Zweifel ausgeschlossen.

Bourne (1884), dessen Angaben unter allen vorhandenen wohl die richtigsten sind, erkannte die Dorsal-, die Ventral- und die Seitenlakunen. Er lässt aber die beiden ersteren Lakunen die ganze Länge des Körpers hindurch getrennt verlaufen, während sie in Wirklichkeit nur so lange als selbständige Lakunen auftreten, als die Magenblindsäcke sie verhindern eine einheitliche Medianlakune zu bilden. Er beobachtete, dass die Längsstämme des Lakunensystems durch ziemlich komplicirte Kanäle mit einander im Zusammenhang stehen; wie sie sich verhalten, konnte er aber nicht bestimmen. Die Anwesenheit der Hypodermallakunen erkannte er ebenfalls; denn die 120 äußerst superficiell gelegenen Querlakunen, die er beschreibt, können nichts Anderes sein als solche, obgleich er zur Zeit über ihre Natur nichts Bestimmtes angeben konnte. Mit Recht verglich er sie mit den von Budge beschriebenen Hypodermallakunen der Cl. bioculata und sprach dabei die Vermuthung aus, dass diese ganz anderer Natur seien, als die von Leydig und Whitman angegebenen Querlakunen, welche die Medianlakunen mit den Seitenlakunen verbinden. Er sagt: »It seems to me probable that Budge saw these spaces, but that he countet a pair as one, while Leydig and Whitman saw the more deeply-lying sinuses passing from the lateral to the median ventral sinus.« Da Cl. bioculata wirklich nur eine Hypodermallakune in jedem Ringe hat, so ist die Zahlenangabe von Budge eben so richtig wie die von Bourne. Die kleinen Anschwellungen an beiden Rändern des Körpers, welche nach diesem Autor rhythmische Kontraktionen zeigen sollen, konnte ich nicht mit Bestimmtheit beobachten. Möglicherweise sind es die Ausgangsstellen der Hypodermallakunen aus den Seitenlakunen, wo die erstgenannten Lakunen zu einem mehr oder minder großen Raum zusammentreten. Bei jeder Wellenbewegung, welche die Würmer im Ruhezustand zu vollziehen pflegen, wird die Lakunenflüssigkeit gegen alle Ausbuchtungen gepresst, und so könnte sie diese Räume auch in ziemlich regelmäßiger Wiederholung aufschwellen machen.

Die Räume, welche Jacquet (1886) unter dem Namen des Blutgefäßes mit dem wirklichen Blutgefäße der anderen Anneliden zu vergleichen versuchte, waren keine solchen, sondern Lakunen, Räume, die bei Clepsine mit dem Gefäßsystem sehr wenig zu thun haben. Aus seinen Abbildungen kann man schließen, dass er die Median-, die Seiten- und die Zwischenlakunen, so wie die Verbindungen zwischen diesen, gesehen hat. Die Medianlakune aber, welche in der Darmgegend in ihrer Gestalt dem Darm sehr ähnelt, hielt er für den Darm selbst. Seine Behauptung, dass »au fur et à mesure que l'injéction cheminait dans le canal (Seitenlakune), on la voyait se diriger par de petites ramifications dans la direction des diverticulums de l'intestin, les remplir complètement ainsi que le canal intestinal«, wäre vollkommen berechtigt, wenn er statt Intestin Medianlakune geschrieben hätte. Das Netzwerk von feinen Kanälen, welches er an jeder Seite zwischen der Medianlakune und der Seitenlakune zeichnete, ist nichts Anderes als die Zwischenlakune. Die Hypodermallakunen fand er auch; seine Zahlenangabe, welche dieselbe wie die von Bidder ist, ist im mittleren Theil des Körpers ganz richtig.

Wie wir oben gesehen haben, ist unsere Kenntnis über das Lakunensystem der Clepsine hauptsächlich durch die Arbeiten von Leydig, Whitman und Bourne allmählich geklärt worden. Nur die Zwischenlakunen, deren Kanäle bald fein, bald dick sind, bald in geringer, bald in großer Zahl auftreten, boten große Schwierigkeiten und verhinderten einen genaueren Einblick in die Verhältnisse des gesammten Lakunensystems. Sie waren es, welche Bourne veranlasst haben, seinen Aufsatz über das Gefäßsystem der Hirudineen (1888), welcher überhaupt die letzte Mittheilung über dieses Thema ist, die wir besitzen, mit den folgenden Worten zu schließen: »The vascular system in Clepsine still presents a most interesting field for research.«

Die Cölomnatur der Lakunen.

Dass die blutführenden Hohlräume von Clepsine in zwei Systeme eingetheilt werden müssen, erscheint so sicher, dass es meines Erachtens keiner weiteren Erörterung bedarf. Jeder Forscher, welcher heut zu Tage Clepsine untersucht, wird sofort bemerken, dass die Blutgefäße einem ganz anderen Organkomplex angehören als die Lakunen. Allerdings ist es auf den ersten Blick ziemlich schwer, die Schnitte von feineren Gefäßen von den ihnen nahe liegenden Schnitten von Zwischenlakunen zu unterscheiden; wenn man aber auf Schnittpräparaten, z. B. in Querschnitten, einen Raum erblickt, in welchem der Darm, die Geschlechtsorgane, das Bauchmark, die Trichter der Nephridien und noch zwei wirkliche Blutgefäße sich finden, so wird es Einem sicher nie einfallen den ersten Raum mit den letztgenannten Gefäßen in ein System hineinzupressen und beide mit dem Namen des Gefäßsystems zu belegen. Dass man trotzdem die Lakunen und Gefäße vereinigt hat und zum Theil heute noch vereinigt, hat seinen Grund vielleicht in der historischen Entwicklung unserer Kenntnis dieser Organe.

Wie schon früher erwähnt, sind die Seitenlakunen unter allen Lakunen am leichtesten zu beobachten und folglich am frühesten gefunden worden. Da diese Lakunen schlauchförmig und gefäßähnlich sind, so lag der Gedanke nahe, dass diese Kanäle wirkliche Gefäße wären. Das Rückengefäß, welches bei jungen Exemplaren sehr leicht zu beobachten ist, wurde auch bald entdeckt, und so kam man auf den Gedanken, dass dies mit den Seitenlakunen in irgend einem Zusammenhang stehen müsse. So hat sich unsere Anschauung über das sog. Gefäßsystem der Clepsine allmählich entwickelt, indem man bei jeder späteren Untersuchung alle neuentdeckten blutführenden Räume zu demselben rechnete. Erst LEYDIG, WHITMAN und BOURNE erkannten den Unterschied zwischen den Lakunen und Gefäßen, aber die Idee, dass alle Hohlräume einem System angehörten, war so tief eingewurzelt, dass der kaum zu verkennende Unterschied zwischen beiden keine allgemeine Anerkennung fand. In seiner theoretischen Betrachtung über die Verwandtschaft zwischen Gunda segmentata und Hirudineen äußerte LANG die Meinung, dass alle Hohlräume der Hirudineen einem System zugehören, und bildet sogar zwei Figuren ab, in welchen er die Lakunen von Cl. complanata mit Blutgefäßen in Zusammenhang stehen lässt. Dass JACQUET die Seitenlakune der Cl. complanata injicirte, um das Gefäßsystem zu untersuchen, rührt von demselben Irrthum her.

Um die Anatomie der Hirudineen zu untersuchen, hat man sehr häufig Hirudo oder Aulastomum als Typus angenommen. Bei diesen Thieren stehen alle Räume wirklich in Verbindung, da hier ein eigenthümliches Gewebe, das botryoidale Gewebe, zur Entwicklung kommt und die Lakunen mehr oder minder weit verdrängt. Wenn man von diesem Typus ausgehend die Hohlräume bei den übrigen Hirudineen betrachtet, so kann man freilich die Lakunen und die Gefäße als Theile eines Systems auffassen.

Obgleich Leydig der Erste war, welcher den Unterschied zwischen den Lakunen und den Gefäßen betonte, so war es doch Leuckart (1863) vorbehalten, die Homologie der ersteren mit der Leibeshöhle der übrigen Thiere nachzuweisen. Whitman (1878) kam zu demselben Schluss: »In regard to the nature of the lacunar cavities, I fully adopt the opinion maintained by Leuckart, that they are parts of the bodycavity.« Bourne bestätigt auch, dass die Lakunen die Leibeshöhle darstellen, weil sie durch Spaltung des Mesoderms entstehen und dem Schizocoel Huxley's entsprechen. Unter den Autoren, welche die Cölomnatur der Lakunen leugnen, sind Hoffmann (1880) und Lang (1882) zu nennen. Da Hoffmann überhaupt keine Medianlakune sehen konnte, so ist seine Behauptung, dass die Lakunen nicht als Leibeshöhle aufzufassen seien, auch nicht als wohlbegründet zu betrachten. Die Ansicht von Lang, dass die Bluträume der Hirudineen durch Verflüssigung von Mesenchymzellen entstehen und folglich den zwischen dem Mesenchym befindlichen Hohlräumen von Plathelminthen entsprechen, stützt sich auf seine Theorie von der Homologie des Verdauungstractus der Hirudineen mit dem der Cölenteraten, eine Theorie, welche von dem Gedanken ausgeht, dass die seitlichen Aussackungen des Magens bei Hirudineen nichts Anderes seien, als das Cölom, welches hier aber noch mit dem eigentlichen Darm in Verbindung stehe. Die Ausmündung der Wimpertrichter in die Lakunen hält er für eine sekundäre Erscheinung, welche auf physiologische Momente zurückzuführen sei. Nach meiner Meinung ist die Sache gerade umgekehrt. Die Aussackungen des Magens, welche Lang als Cölomdivertikel in Anspruch nimmt, sind etwas Sekundäres und können keine andere morphologische Bedeutung haben, als der Magen selbst. Die Clepsinen gehören zu denjenigen Thieren, welche die Nahrung nicht in kleinen Quantitäten von Zeit zu Zeit genießen, sondern so viel auf einmal in sich anhäufen, als der Raum des Magens nur gestattet, um dann eine Zeit lang keine weitere Nahrung aufzunehmen. Diese letztere ist ohne Zweifel eine sehr nahrhafte, weil Clepsine hauptsächlich Schnecken aussaugt; um aber eine Zeit lang, manchmal Monate hindurch, ohne weitere Nahrungszufuhr leben zu können, muss der

Magen verhältnismäßig sehr große Massen zu fassen im Stande sein. Bei einem Thier, dessen Körper stark abgeplattet und von einer großen Zahl von dorsoventralen Muskeln durchzogen ist, kann der Magen sich nur dadurch vergrößern, dass er Zweige zwischen die Muskelbündel aussendet; dadurch, dass die Muskeln wie alle übrigen Organe in jedem Segment eine bestimmte Lage einnehmen, kommt die Regelmäßigkeit dieser Zweige zu Stande. Die Aussackungen des Magens sind also nur Erweiterungen dieses Organs und dürfen keineswegs als Cölom oder sonst ein anderes Organ betrachtet werden. Da ich überzeugt bin, dass die Lakunen der Clepsine die Leibeshöhle darstellen, so halte ich die Einmündung der Nephridien in dieselben für eben so ursprünglich als bei allen anderen Anneliden.

Die Lage des Darmkanals in der Medianlakune scheint allein schon genügend, um die Cölomnatur der Lakunen zur Gewissheit zu machen. Wenn man die seitlichen Blindsäcke des Magens außer Acht lässt, so liegt der ganze Darmtractus, vom Mund bis zum After, in der genannten Lakune. Ein solcher Raum, welcher sich zwischen der Leibeswand und der Darmwand findet, kann doch nur als Cölom aufgefasst werden. Die sämmtlichen weiblichen Geschlechtsorgane und die vielfach gewundenen Samenleiter liegen ebenfalls in diesem Raum, wie auch die Ganglienkette in ihrer ganzen Länge in demselben Aufnahme findet. Alle diese Thatsachen sprechen ausschließlich und beweisend zugleich für die Cölomnatur der Lakunen.

Die Anwesenheit eines geschlossenen und von den Lakunen vollkommen getrennten Blutgefäßsystems kann auch als ein Beweis für die obige Behauptung angeführt werden. Am auffallendsten ist dies in der Darmregion, in welcher der Darm in einer Erweiterung des Blutgefäßes liegt, und das Ganze, der Darm und das Blutgefäß, von der Medianlakune umhüllt werden. Den Einwand, welchen Lang gegen die Cölomnatur der Lakunen machte, dass es nämlich kein Beweis für dieselbe sei, wenn der Darm in einer Lakune verlaufe, stützte er darauf, dass es einige Würmer gebe, bei welchen der Darm sowie das Nervensystem in einem Blutsinus liegen, neben welchem das Enterocöl existirt. Nach den obigen Bemerkungen muss ich diesen Einwand als hinfällig betrachten. Ein Blick auf Fig. 15 wird genügen, um eine klare Vorstellung darüber zu geben, wie der Darm in einem Blutsinus, und dieser wieder in einer Lakune liegt.

Dass die Nephridien die Lakunen mit der Außenwelt in Verbindung bringen, ist ein weiterer Beweis für die Cölomnatur der Lakunen. Die Ähnlichkeit, die in Betreff der Lagenverhältnisse dieser Organe zwischen Clepsine und Oligochäten obwaltet, ist eine so auffallende, dass man die Homologie der Räume, welche die Wimpertrichter enthalten, nicht verkennen kann. Diese Ähnlichkeit wird noch durch das Vorhandensein der Septa erhöht. Die letzteren sind, wie schon erwähnt, ursprünglich streng segmental und nur durch lokale Verhältnisse ist eine unvollständige Entwicklung derselben verursacht. Wenn man eine Stelle betrachtet, wo die Septa so weit ausgebildet sind, dass sie den Darm mit dem Bindegewebe in der Leibeswand in Verbindung setzen, so erscheint jeder Zweifel ausgeschlossen, dass die auf einander folgenden Kammern je mit einem Paar Nephridialtrichter der Leibeshöhle anderer Thiere entsprechen.

Was die in den Lakunen vorhandenen Zellen betrifft, so schließe ich mich Bourne an, dass nämlich diese »coelomic epithelium cells which become detached from the walls of the sinuses« sind, und zwar aus dem Grunde, weil bei jungen Thieren die Lakunen dicht mit solchen Zellen ausgekleidet sind, während bei älteren die Lakunenwand keine mehr aufweist. Allerdings weichen diese meistentheils freischwimmenden Zellen in manchen Beziehungen vom gewöhnlichen Cölomepithel ab; hier ist aber jedenfalls ein Funktionswechsel im Spiel, indem diese Zellen die ursprüngliche Epitheliallage verlassen und wie Blutkörperchen durch den ganzen Körper des Thieres wandern, wobei sie wahrscheinlich eine Rolle bei der Athmung übernehmen. Wenn man dieser Annahme beipflichtet, so fehlt den Lakunen nichts von dem, was für gewöhnlich einem Cölom zukommt.

Die feineren Kanäle des Lakunensystems besitzen die oben angegebenen Eigenschaften nicht vollständig, und ihre Cölomnatur ist daher auch nicht in gleichem Maße auffallend wie bei der Medianlakune. Wenn man aber die verschiedenen Species in verschiedenen Altersstufen vergleicht, so wird man bald bemerken, dass die Spaltung der Leibeshöhle in eine Anzahl von Kanälen durch Momente bedingt wird, welche als etwas Sekundäres betrachtet werden müssen. Der Clepsinenkörper ist, wie bekannt, sehr flach, und enthält mehr oder minder stark entwickelte dorsoventrale Muskeln. Diese Thatsache allein wird schon verhindern, dass die Leibeshöhle einen einfachen undurchbrochenen Raum repräsentirt. Die dorsoventralen Muskeln sind an beiden Enden zwischen den Bündeln der longitudinalen Muskeln befestigt, und in Folge dessen nehmen sie eine regelmäßige longitudinale Anordnung an, wovon man sich sehr leicht auf Horizontalschnitten überzeugen kann. Eine dem Körperrande nahe liegende Reihe von dorsoventralen Muskeln trennt die Seitenlakune von den übrigen Lakunen. Die an beiden Seiten des Darmkanals verlaufenden Muskeln scheiden die Medianlakune von den Zwischenlakunen. Die anderen

Reihen von dorsoventralen Muskelfasern erleiden eine Lagenveränderung durch die seitlichen Aussackungen des Magens und durch die Hoden; zwischen diesen Muskeln verlaufen auch die komplicirten Nephridialkanäle. Alle diese Organe werden von Bindegewebe überzogen und stehen durch dasselbe mit einander in Zusammenhang. Was von dem ursprünglichen Raum noch übrig bleibt, das repräsentirt die Zwischenlakune. In dieser Weise kann man sich annähernd vorstellen, wie eine einheitliche Leibeshöhle durch verschiedene Verhältnisse anscheinend in eine Anzahl Kanäle gespalten werden kann, ohne dass dadurch die Cölomnatur in irgend einer Weise beeinträchtigt würde.

Ihrer Lage nach betrachte ich die Hypodermallakune als die der Athmung dienende Abtheilung der Leibeshöhle. Die eigenthümliche Bewegung, welche die Würmer im Ruhezustand aufführen, hat die Aufgabe alle Partikel der Lakunenflüssigkeit, wenn auch nicht in streng regelmäßiger Weise, bald in die Hypodermallakune, bald in die inneren Partien des Lakunensystems zu befördern. Wenn diese Annahme eine richtige ist, so ist die Lakunenflüssigkeit das Medium, das allen Theilen des Körpers den Sauerstoff zuführt; der eigenthümliche Umstand, dass das Cölomepithel sich loslöst, um als einzelne Zellen durch den Körper zu wandern, und sich weiter zu theilen, macht dies auch weiter sehr wahrscheinlich.

II. Die Blutgefäße.

Historisches. Von den ältesten Forschern, welche Clepsine untersuchten, sah Filippi (1839) nichts von den Blutgefäßen, während Grube (1844) und O. F. Müller (1844) die Hauptstämme, das dorsale und das ventrale Gefäß, beobachteten. Der erste Zoolog, welcher die Blutgefäße eingehender untersuchte, ist Leydig (1849). Nach seiner Beschreibung besteht das geschlossene Gefäßsystem aus zwei Hauptstämmen und ihren Verzweigungen. Am vorderen Körpertheil sah er zwei Paare seitlicher Schlingen, welche das dorsale und das ventrale Gefäß verbinden. Nach hinten glaubte er eine Öffnung des Dorsalgefäßes in die Medianlakune gesehen zu haben. Er beschrieb im hinteren Saugnapf auch sechs Schlingen, welche aus dem hintersten Theil des Bauchgefäßes ausgehen und in dieselben Stellen wieder einmünden. Was die Wandung des Rückengefäßes betrifft, so besteht sie aus einer inneren scharf kontourirten Membran, einer kontraktilen Haut und einer zarten, mit nicht eben zahlreich eingelagerten Zellen versehenen Hülle. Die zuerst durch Leo bekannt gewordenen Klappen hat er auch beobachtet; sie bestehen aus einer Gruppe elementarer Zellen.

Obgleich die Arbeit von Budge (1849) zahlreiche Behauptungen enthält, welche keineswegs bestätigt werden können, so ist seine Beschreibung der Blutgefäße doch eine ziemlich genaue. Er unterscheidet am Rückengefäße die vordere und die hintere Abtheilung. Die erstere zerfällt in 15 Kammern, zwischen deren je zweien eine Klappe vorhanden ist. Aus der vordersten Kammer tritt ein medianes Gefäß nach vorn, welches sich in der Nähe der Augen gabelt und dann ventralwärts in das Bauchgefäß einmündet. Die zweite, dritte und vierte Kammer senden je ein Paar Gefäße aus, welche an beiden Seiten des Körpers verlaufen und, wie die letzteren Gefäße, in dem vordersten Ende des Bauchgefäßes zusammentreten. Aus der hinteren Abtheilung gehen vier Paare seitlicher Schlingen hervor, welche die vier Paar Darmaussackungen umschließen. Außerdem finden sich Äste, welche von den Schlingen ausgehen und, nachdem sie an beiden Seiten zu einem Längsgefäß zusammengetreten sind, wieder an drei verschiedenen Stellen mit den Seitenlakunen in Zusammenhang stehen. Was das hintere Ende des Dorsalgefäßes betrifft, so giebt Budge neun Schlingen an, welche das erstere mit dem Bauchgefäß verbinden. Dieses letztere giebt in seinem ganzen Verlauf keine Zweige ab; am hinteren Ende steht es, außer mit den eben angeführten Schlingen, auch mit den Seitenlakunen in Zusammenhang. Die Klappen wurden auch von Budge beobachtet, er beschreibt sie aber als kleine aus kontraktilen Fasern zusammengesetzte Säulchen.

Von dem Blutgefäßsystem von Clepsine sah Bidder (1868) nur das Dorsalgefäß. Dieses spaltet sich in der Nähe des Kopfendes in zwei Äste; es giebt nach beiden Seiten hin auch je zwei Äste ab. Wie dieses Gefäß nach hinten endige, ob es eine offene Mündung in die Medianlakune habe, wie Leydig behauptete, konnte dieser Forscher nicht feststellen. Ein Bauchgefäß hat er überhaupt nicht auffinden können.

Die Beschreibung des Blutgefäßsystems von Whitman (1878) ist bei Weitem vollständiger als die oben erwähnten. Das Dorsalgefäß, welches das einzige kontraktile ist, giebt im vorderen Drittel drei Paar seitlicher Äste und einen unpaaren pharyngealen Ast ab und gabelt sich hinter den Augen in zwei cephalische Zweige. Die drei Paare verlaufen nach den Rändern zu und von hier nach dem vorderen Ende des Körpers und treten in das Bauchgefäß über. Die hintersten von ihnen laufen ein Stück rückwärts, ehe sie sich nach vorn wenden. Der pharyngeale Ast tritt in den Rüssel ein, theilt sich an der Spitze desselben in zwei Äste, welche sich wieder vereinigen, um als ein Gefäß in das Bauchgefäß zu münden. Am hinteren Ende spaltet sich das Dorsalgefäß in zwei Äste, welche hinter dem After sich wieder vereinigen und somit einen Gefäßring um das Endstück des Darmes bilden. Dieser Analring und das hintere Ende des Bauchgefäßes stehen durch sieben Paar Schlingen mit einander in Zusammenhang. In der Region der Darmaussackungen ließ Whitman das Dorsalgefäß einfach gerade über dem Darm verlaufen, ohne irgend eine Beziehung zu den Aussackungen zu erwähnen.

Bourne (1884) bestätigt zum größten Theil die Angabe von Whitman über das Gefäßsystem. Das Dorsalgefäß zeigt fünfzehn Anschwellungen im mittleren Theil des Körpers, welche je eine Klappe am hinteren Ende haben. Wie dieses Gefäß drei Paar Zweige und einen pharyngealen Ast abgiebt, und wie diese Äste sich verhalten, beschreibt er in ähnlicher Weise wie Whitman. Er konnte nicht feststellen, wie der Darm mit Blutgefäßen versehen ist, äußerte sich aber über die Angabe von Budge, dass vier Paare Schlingen Darmaussackungen umschließen und dann in die Seitenlakunen einmünden, folgendermaßen: »that they supply the intestinalwall is probable enough, but that they open directly in the lateral sinuses I very much doubt«. Über die vermeintliche Kommunikation zwischen den Lakunen und den Blutgefäßen sagt er: »It is very probable that there is communication between the vessels and the sinuses, for the blood presents similar characters in vessels and sinuses. These communications are very small perhaps.«

Eigene Beobachtungen.

Das Blutgefäßsystem von Clepsine besteht aus zwei Längsstämmen, einem dorsalen und einem ventralen, und aus einer Anzahl von symmetrisch gelagerten kleineren Gefäßen, welche diese Stämme mit einander verbinden. In Fig. 24 habe ich eine Cl. marginata mit den sämmtlichen Gefäßen und einem Theil des Magens gezeichnet. Das Dorsalgefäß verläuft fast die ganze Länge des Körpers hindurch an der Rückenseite des Intestinaltractus. Das Ventralgefäß verhält sich in ähnlicher Weise, es verläuft nur statt dorsalwärts an der Bauchseite. Man sieht auch vier Paar Schlingen zwischen diesen zwei Stämmen am vorderen Körpertheil, während am hinteren Ende, im Saugnapf, sieben Paar vorhanden sind. Außerdem stehen die zwei Hauptstämme im vorderen Theil noch durch einen unpaaren Ast in Zusammenhang. Um die Existenz aller dieser Gefäße festzustellen und ihre Beziehung zu anderen Organen zu erforschen, ist es nothwendig, die Quetschmethode und die Schnittmethode gleichmäßig in Anwendung zu bringen, und die Resultate der einen Methode durch die der anderen zu ergänzen. Die erstere Methode ist von großem Nutzen, wo es sich darum handelt, ein allgemeines Bild des Blutgefäßsystems überhaupt zu gewinnen; man kann sogar mit dieser Methode alle Gefäße beobachten, die ich oben erwähnt habe. Wenn man aber den Verlauf einzelner Gefäße genauer verfolgen will, so genügt sie allein nicht. Insbesondere ist dies der Fall bei der Klarstellung der Lagenverhältnisse der Gefäße zu den übrigen Organen. Die Untersuchung des Gefäßsystems mit der Schnittmethode ist zunächst recht schwierig, aber durch Übung kann man schließlich in jedem Schnitte die Blutgefäße von den Schnitten von Lakunen leicht unterscheiden. Die Hauptmerkmale der Blutgefäße bei dieser Untersuchung sind die Anwesenheit einer Wandung, der glatte Kontour und die Beschaffenheit des Inhaltes.

Dorsalgefäß. Am deutlichsten lässt sich derjenige Theil dieses Gefäßes beobachten, welcher in fünfzehn Kammern eingeschnürt ist. Diese Kammern liegen gewöhnlich zwischen dem XII. und XVIII. Segmente, und hören an der Stelle auf, wo die erste Darmaussackung zum Vorschein kommt. Sie liegen in der Dorsallakune, theilweise frei, theilweise durch Bindegewebssubstanz befestigt. Nach vorn sendet die erste Kammer ein Gefäß aus, welches, nachdem es einen medianen Ast nach dem Rüssel abgegeben hat, in der Augengegend sich gabelt; die Äste wenden sich nach beiden Seiten, verlaufen den Körperrändern entlang und münden dann in das Bauchgefäß. Während ihres Verlaufes durchsetzen sie das Schlundganglion, wie man in Fig. 31 sieht. Die fünfzehnte Kammer steht mit einer Reihe von geräumigen Blutsäcken in Zusammenhang, welche die Darmaussackungen sowie den ganzen Darm umfassen (Fig. 25 *dg*). An der Stelle, wo der Darm beginnt, erweitert sich das Dorsalgefäß plötzlich zu einem großen Raume, welcher genau dieselbe Gestalt hat wie der Darm, den es umschließt, so dass derselbe von allen Seiten von Blutflüssigkeit umspült wird. Nach der Beschaffenheit des Inhalts kann man vermuthen, dass der Magen hauptsächlich ein Reservoir für die Nahrung und der Darm ein wirklich absorbirendes Organ sei; die obige Thatsache, dass der Darm vom Blut umhüllt ist, macht diese Vermuthung im höchsten Grade wahrscheinlich. Der Blutsack liegt bei vielen Species, z. B. Cl. complanata, heteroclita, bioculata dem Bindegewebe der Leibeswand eng an, bei anderen aber, wie bei Cl. marginata und tessellata, ist er von letzteren durch eine Lakune (Fig. 18 *il*) geschieden. Die Wand des Blutsackes ist nicht vollständig von der des Darmes getrennt, sondern sie steht mittels vieler Bindegewebsstränge oder -balken mit derselben in Verbindung, so dass die Oberfläche ein unebenes Aussehen zeigt (Fig. 15). Hinter dem vierten Paar der Darmaussackungen macht der Darm eine spiralige Windung, welche das Dorsalgefäß in dieselbe Lage bringt. Das letztere umhüllt den Darm bis in die Nähe des Afters, wo es sich in zwei seitliche Äste spaltet. Diese Äste vereinigen sich wieder hinter dem After, wodurch ein Analring gebildet wird. Den ganzen Darm entlang sieht man an der oberen Fläche des Blutsackes mehr oder minder deutlich eine längere Strecke, welche die Fortsetzung der Kammern zu sein scheint. Auf Schnitten sieht man hier und da das Dorsalgefäß durch eine Scheidewand von dem übrigen Theil des Blutsackes getrennt, größtentheils jedoch steht es in offener Kommunikation mit dem letzteren.

Ventralgefäß. Dieses Gefäß ist ein einfaches Rohr, das in seinem Verlaufe keine Besonderheiten aufweist. Am Kopfende wird es durch Zusammenfließen der sämmtlichen seitlichen Zweige gebildet. Bei gewöhnlicher Dehnung des Wurmes macht es nur wenige Krümmungen; es verläuft direkt bis in den hinteren Saugnapf, wo es sich in eine Anzahl von Schlingen auflöst. Seiner ganzen Länge nach zieht es sich oberhalb der Bauchkette hin; in dem hintersten Theile des Körpers ist es der letzteren dicht aufgelagert und mit ihr von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umschlossen. An der Stelle, wo der Blutsack durch die Windung des Darmes mit dem Ventralgefäß in Berührung kommt, stehen diese beiden Gefäße mit einander in Zusammenhang, indem die Wand des einen stellenweise auch als die des anderen dient. Das Ventralgefäß liegt in der Medianlakune und ist in derselben nicht suspendirt, ausgenommen in den oben erwähnten Darm- und hintersten Regionen.

Kommunikationen. Das Gefäß, welches den Rüssel versorgt, nimmt seinen Ursprung aus dem Dorsalgefäß, gewöhnlich im VI. oder VII. Segmente. Es verlässt das letztere als ein unpaarer Zweig, wendet sich entweder zuerst nach hinten oder gleich nach vorn, je nachdem der Rüssel eingestülpt oder ausgestoßen ist. An der Wurzel des Rüssels tritt es an der dorsalen Seite in denselben ein und verläuft bis in die Nähe der Spitze, wo es sich gabelt. Die Äste umfassen den Rüssel und vereinigen sich dann an der ventralen Seite wieder. Das Gefäß, welches durch die Vereinigung gebildet wird, verläuft bis zum hinteren Ende des Rüssels und wendet sich dann nach vorn, um in das Ventralgefäß einzumünden (Fig. 24 *phg*).

Das Dorsalgefäß spaltet sich, wie schon erwähnt, in der Höhe der Augen in zwei Äste. Diese treten zuerst nach vorn und seitwärts, biegen dann nach unten um und begleiten ein Paar Nerven bis in das Gehirn. Sie durchsetzen ferner diejenigen Theile des Schlundganglions, welche an beiden Seiten der Mundhöhle liegen und münden an der Rückenseite des Unterschlundganglions in das Bauchgefäß (Fig. 24 *cphg*). Zwischen diesen Einmündungsstellen findet sich das Bauchende des Pharyngealgefäßes.

Die seitlichen Zweige, welche aus der zweiten Kammer hervorgehen, verlaufen ziemlich weit von den Körperrändern entfernt; sie treten in frischem Zustande erst in der Nähe des Kopfendes deutlich hervor. Hier verlaufen sie an beiden Seiten des Kopfes dicht am Rande. Weiter hinten wenden sie sich nach innen und bauchwärts und münden in das Bauchgefäß (Fig. 24 α); in ihrem Verlaufe werden sie von einem Septum befestigt. Die Zweige aus der dritten Kammer (Fig. 24 β) verlaufen direkt seitwärts und wenden sich, nachdem sie die Ränder erreicht haben, nach vorn bis an die Stelle, wo die Gefäße α ihren Platz am Rande einnehmen. Von hier an verlaufen sie in der Tiefe des Körpers nach innen und münden in das vordere Ende des Bauchgefäßes. Das dritte Paar Zweige (Fig. 24 γ) ist zunächst nach hinten gerichtet, nach dem Alter des Thieres entweder sehr weit oder nur eine kurze Strecke lang. Bei ganz jungen Thieren gehen sie nur bis ins XVI. Segment, während sie sich bei erwachsenen bis in das XXII. oder XXIII. Segment erstrecken. Dann kehren sie um und verlaufen an beiden Seiten des Körpers bis ungefähr zum XIV. oder XV. Segmente, wo sie sich nach innen wenden und parallel mit den Gefäßen α nach vorn fortschreiten, um gleichfalls in das Bauchgefäß einzumünden.

Die Art des Zusammentretens dieser Gefäße in das Bauchgefäß ist etwas eigenthümlich. Sie treten zunächst in ein Quergefäß ein, welches das vordere Ende des Bauchgefäßes bildet. Alle Gefäße werden, nachdem sie in die Medianlakune eingetreten sind, von einem Septum gehalten; das Quergefäß bildet die hintere Grenze für dieses trichterförmige Septum. Die Fig. 30 bis 33 sind nach vier Querschnitten entworfen und sollen dazu dienen, die Verhältnisse der Gefäße zu den anderen Organen klar zu machen. In der Fig. 30 ist die Medianlakune in zwei seitliche Hälften gespalten, deren jede wieder durch die Septa in eine obere und eine untere Abtheilung zerlegt wird. Die Gefäße α, welche aus der zweiten Kammer austreten, werden hier vom Septum gehalten. Die cephalischen Gefäße sind mit den sie begleitenden Nerven von einer gemeinschaftlichen Hülle umschlossen. Die Gefäße β sind hier im Begriff in die Medianlakune einzutreten. In Fig. 31 sieht man die cephalischen Gefäße in der Mitte der Nervenmasse an beiden Seiten der Mundhöhle liegend, das Dorsalgefäß sowie die seitlichen Gefäße α und β von dem Septum getragen, und die Gefäße γ eben in die Medianlakune eingetreten. Alle diese Gefäße werden weiter hinten durch das Septum gestützt (Fig. 32); die cephalischen Gefäße haben ihren Verlauf durch das Gehirn vollendet und sind mit den anderen Gefäßen in eine Reihe gekommen. Diese vier Paar Gefäße sammeln sich nun zum Bauchgefäße, wie dies Fig. 33 darstellt. Der betreffende Schnitt ist durch die Querabtheilung des Bauchgefäßes geführt, welche hufeisenförmig die Ganglienkette von oben umfasst. Das kleine Gefäß, welches sich zwischen dieser Querabtheilung und der Mundhöhle findet, ist das Pharyngealgefäß; es tritt aus dem Mittelpunkt des hufeisenförmigen Gefäßtheils und verläuft direkt nach hinten.

Während die vier Paar seitlichen Schlingen sowie der Pharyngealast bei allen Species konstant sind, weist die Zahl der hinteren Verbindungsschlingen bei verschiedenen Arten einige Verschiedenheiten auf. Bei Cl. marginata und tessellata sieht man sieben Paar solcher Schlingen, welche das Bauchgefäß mit dem Analring in Verbindung bringen. Bei Cl. complanata, bioculata und heteroclita habe ich nur vier Paar wahrgenommen. In einer Schnittserie von Cl. papillosa konnte ich nur drei solche Gefäße an beiden Seiten konstatiren. Aus diesen Zahlenverhältnissen kann man vielleicht schließen, dass die Zahl der Schlingen mit der Größe des Saugnapfes Hand in Hand geht; Cl. marginata und Cl. tessellata haben unter allen Clepsinen die größten Saugnäpfe und sind mit sieben Paar Schlingen versehen, während die übrigen Arten nur kleine Saugnäpfe besitzen und dem entsprechend auch nur drei oder vier Paar solcher Schlingen aufweisen. Über den Verlauf dieser dem hinteren Saugnapf zugehörigen Gefäße habe ich nichts Besonderes mitzutheilen; die Fig. 24 wird schon genügen, um ihren Verlauf deutlich zu machen. Ich will nur bemerken, dass das Ventralgefäß der Ganglienmasse hier dicht aufliegt und dass die seitlichen Zweige ihren Ursprung zwischen den Kapseln der Ganglienzellen nehmen und centrifugal den Nervenfasern parallel nach den Rändern des Saugnapfes zu verlaufen.

Wandung der Gefäße. Sämmtliche Gefäße sind mit einer Wandung versehen. Wo das Gefäß frei in einer Lakune liegt wird die Wand aus zwei Schichten gebildet, einer äußeren bindegewebigen und einer inneren epithelialen, während an solchen Stellen, wo das Gefäß der Bindegewebsmasse eingelagert ist, die erstere Schicht natürlich wegfällt. Die dicksten Wandungen hat das Dorsalgefäß, wie man schon aus seiner Kontraktilität vermuthen kann, da, wo es in Kammern getheilt ist. Die Fig. 29 zeigt einen Schnitt durch die Wand einer Kammer in starker Vergrößerung. Nach außen sieht man eine dünne Schicht von bindegewebiger Substanz, in welche eine Anzahl von Kernen eingelagert ist. Diese Schicht ist nichts Anderes als die Fortsetzung von gewöhnlichem Bindegewebe des Körpers. Weiter innenwärts von dieser Schicht findet sich eine zweite, die eigentliche Wand des Blutgefäßes. Sie ist verhältnismäßig sehr dick und besteht aus Zellen, welche je mit einem großen runden Kern versehen sind. In diesen Zellen eingebettet sieht man eine Masse von faseriger Substanz, welche offenbar regelmäßig angeordnet ist und wahrscheinlich die Kontraktion der Kammern verursacht. In der ganzen Länge des Dorsalgefäßes konnte ich keine andere Schicht auffinden, und da es keine besondere Muskelhülle giebt, so scheint es, dass die innere Schicht, d. h. die Wand des Gefäßes selbst kontraktil ist. Das Dorsalgefäß hat nach vorn ziemlich dicke Wandungen, welche erst im X. oder IX. Segmente dünner werden und in der Gegend der Augen eben so dünn sind, wie bei den seitlichen Schlingen. Nach hinten nimmt die Dicke der Wand plötzlich ab; die Wand des Blutsackes, welcher den ganzen Darm umschließt, ist nicht kontraktil wie die der Kammer und ist bedeutend dünner.

An der Stelle, wo die seitlichen Schlingen aus dem Dorsalgefäß austreten, kann man ganz deutlich sehen, dass die Wand der Schlingen eine einfache Fortsetzung derjenigen des Dorsalgefäßes ist. Wenn man die Wandungen der Seitenschlingen vom Dorsalgefäß aus verfolgt, so sieht man, dass die Wand der ersteren auf eine ganz kurze Entfernung hin eine bedeutende Dicke aufweist, aber dann ganz plötzlich so dünn wird, wie man es überhaupt nur bei seitlichen Gefäßzweigen findet. Der verdickte Theil der Wand ist von faseriger Substanz durchsetzt und ist eben so kontraktil wie das Dorsalgefäß.

In Schnittpräparaten findet man sehr häufig Stellen, wo die Gefäßwand theilweise zusammengefallen ist. Hier weist das Bindegewebe einen runden oder ovalen Hohlraum auf, in welchem die Wandung des Blutgefäßes an einer Seite dem Bindegewebe dicht anliegt, an der anderen Seite aber nach innen vorspringt. An solchen Stellen kann man die dünne Wand des Gefäßes am deutlichsten sehen. Die Kerne liegen ziemlich weit von einander entfernt.

Das Ventralgefäß zeigt die gleichen Verhältnisse in seiner Wandung. Dieselbe besteht aus zwei Schichten wie beim Dorsalgefäß; nur die innere Schicht ist bei Weitem nicht so dick wie dort. Auch die Grenze zwischen den beiden Schichten ist nicht immer deutlich zu sehen.

Die Klappen. Wie schon von mehreren Beobachtern angegeben ist, findet sich in jeder Kammer des Dorsalgefäßes eine Klappe, welche offenbar bei der Kontraktion des Gefäßes als Ventil dient. Sie besteht aus einer Gruppe von Zellen, welche keine besonderen Membranen, aber ansehnliche Kerne besitzen und in Folge dessen einen wenig differenzirten Habitus aufweisen. Jede Zelle ist mit einer fadenförmigen Verlängerung versehen, welche sie an der Gefäßwand befestigt. Diese Verlängerung kann man sogar bis in die Wand selbst verfolgen. Der Zellleib besteht aus nacktem Protoplasma, dessen Grenze nicht immer einfach und glatt ist. Die fadenförmigen Verlängerungen, sowie die Zellen selbst, sind zu einer Masse verklebt. Man trifft nicht selten Zellen mit zwei Kernen, welche wahrscheinlich Zwischenstadien der Zelltheilung darstellen. Die Zahl der Zellen ist bei jungen Thieren ganz gering; sie beträgt ungefähr 10 bei einer ca. 15 Tage alten Cl. complanata. Mit dem Wachsthum des Thieres nimmt die Zahl zu, und bei einem erwachsenen Exemplare von Cl. complanata habe ich mehr als 50 solcher Zellen beobachtet.

Blutkörperchen und Blut. In der Flüssigkeit, welche in den Gefäßen cirkulirt, findet sich eine Anzahl kleiner Zellen. Sie messen gewöhnlich 10 μ und bestehen aus Klümpchen von nacktem Protoplasma, in welchem ein kleiner Kern liegt. Das Protoplasma weist keine deutliche äußere Schicht auf und zeichnet sich in frischem Zustande durch amöboide Bewegungen aus. Gelegentlich trifft man Zellen mit zwei Kernen, wahrscheinlich hat man es hier mit Theilungsstadien zu thun.

Dass diese amöboiden Zellen eine andere Herkunft haben als die großen rundlichen freien Zellen in den Lakunen, erscheint kaum zweifelhaft. Ein Vergleich der Fig. 26 und 28 wird zur Genüge zeigen, dass die beiden Zellenarten in ihrer Größe bedeutend von einander abweichen; die äußere Begrenzung ist bei der einen wellenförmig, bei der anderen glatt. Unter allen Geweben des Körpers zeigen die Zellen der Klappen die größte Ähnlichkeit mit den amöboiden Zellen, welche ich hier als Blutkörperchen in Anspruch nehme; die Lage der Klappen in der Blutflüssigkeit lässt uns schon von vorn herein vermuthen, dass sie in irgend einer Beziehung zu den Blutkörperchen stehen. KUPFFER (1864) beschreibt die Klappen bei Piscicola als blutbereitende Organe, und ich kann nicht umhin, den Klappen dieselbe Bedeutung zuzuschreiben. HOFFMANN (1880) schloss sich der Meinung KUPFFER's an, da »bei den Embryonen mit dem Auftreten der Klappen auch die ersten Blutkörperchen sich zeigen«. Wenn man ein Blutkörperchen mit einer Zelle einer Klappe vergleicht, so bemerkt man, dass die erstere viel kleiner ist und einen viel kleineren Kern enthält, als die letztere; doch ist dieser Umstand kein Hindernis für die Annahme, da die Blutkörperchen schon ausgebildetes, die Zellen der Klappen aber noch in Bildung begriffenes Gewebe sind. So viel ich aus meinen eigenen Untersuchungen schließen kann, ist die Annahme sehr wahrscheinlich, dass die Zellen der Klappen sich durch Theilung vermehren und dann aus der Gruppe loslösen, um als freie amöboide Zellen in der Blutflüssigkeit zu flottiren. Wie ich schon erwähnt habe, vermehren sich die freien Blutkörperchen noch weiter. BOURNE (1884) war der Meinung, dass die Blutkörperchen aus den Wandungen der Kapillaren entständen, da die letzteren bei Pontobdella nacktes Protoplasma mit Kernen aufweisen. Bei Clepsine habe ich nichts aufgefunden, was diese Annahme rechtfertigen könnte.

In Betreff der Blutflüssigkeit sagt Bourne (1884), dass »the blood presents similar characters in vessels and sinuses«. Dies scheint freilich nicht überall der Fall zu sein. Bei der Doppelfärbung mit Hämateïn und Eosin färbt sich die körnige Substanz, welche aus der Gerinnung des Gefäßinhalts resultirt, mehr blau als die entsprechende Substanz in den Lakunen. Außerdem producirt die Lakunenflüssigkeit eine viel geringere Quantität körniger Substanz, als das Blut in den Gefäßen. In Schnittpräparaten, in welchen der Farbenunterschied deutlich ist, kann man die Gefäße auf den ersten Blick von den Lakunen unterscheiden. Dieser Umstand spricht für die Abwesenheit der Kommunikationen zwischen den Gefäßen und den Lakunen.

Bei der Beschreibung der zelligen Bestandtheile des Lakuneninhalts habe ich beiläufig erwähnt, dass die Blutkörperchen auch in den Lakunen beobachtet werden. Wenn man annimmt, wie ich dies oben gethan habe, dass es überhaupt keine Kommunikation zwischen den zwei Hohlraumsystemen giebt, so stößt man hier auf eine Schwierigkeit; wie sollen nämlich diese amöboiden Zellen in die Lakunen gelangen können, falls sie in den Klappen gebildet werden. Diese Frage kann ich nicht bestimmt beantworten; da die Wandungen der Gefäße, ausgenommen die der Kammern des Dorsalgefäßes, überall sehr dünn sind, und die Blutkörperchen amöboide Bewegungen ausführen, so liegt die Vermuthung nahe, dass diese Zellen irgend wo durch die Wand der Gefäße hindurchtreten und so in die Lakunen gelangen.

Rückblick auf die früheren Angaben.

Wie man aus der oben gegebenen Beschreibung ersehen kann, stimmen die Resultate meiner Untersuchungen mit denen von Budge, Whitman und Bourne vollkommen überein, so weit es die vordere Hälfte des Körpers betrifft. In der hinteren Hälfte weichen meine Resultate über das Gefäßsystem von denen Budge's und Whitman's ab, welche ihrerseits auch von einander verschieden sind. Während der erstere Forscher in diesen am wenigsten durchsichtigen und auf Totopräparaten am schwersten zu erkennenden Körpertheilen ein vollkommenes Bild gewinnen wollte und demgemäß alle sichtbaren gefäßartigen Hohlräume mit einander in Zusammenhang zu bringen versuchte, ließ der letztere alle Beziehungen zwischen dem Gefäßsystem und dem Darm außer Acht und zeichnete das Dorsalgefäß einfach als über dem Darm verlaufend.

Leydig (1849), der erste Forscher, der das Blutgefäßsystem eingehend untersuchte, beobachtete das Dorsal- und das Ventralgefäß. Von den drei Paar Ästen, welche ich als α, β und γ bezeichnet habe, erkannte er aber nur zwei. Seine Behauptung, dass diese seitlichen Zweige zum hinteren Ende des Thieres bis in die Fußscheibe laufen, und dort mit dem Bauchgefäß anastomosiren, kann ich nicht bestätigen. Es ist wahrscheinlich, dass er die nach hinten laufende und die wieder nach vorn kehrende Abtheilung des Gefäßes γ als die Fortsetzungen der beiden Seitengefäße in Anspruch genommen hat. Dass das Dorsalgefäß nach hinten frei in die Medianlakune münde, ist, wie schon von mehreren Autoren hervorgehoben worden ist, unrichtig. Die Spaltung des Dorsalgefäßes in zwei Äste an der Stelle, wo es aufhört den Darm zu umschließen, kann vielleicht zu dieser irrthümlichen Annahme geführt haben.

Die Angaben von Budge (1849) über das Gefäßsystem in der hinteren Körperhälfte enthalten viele Punkte, welchen keineswegs beigepflichtet werden kann. Die drei Paar Gefäße, welche das Gefäßsystem mit den Seitenlakunen verbinden, sowie die vier Paar Gefäße, welche in der Gegend der Darmaussackungen ihren Ursprung nehmen, existiren nicht. Dass Budge statt des die Darmaussackungen umschließenden Blutsackes vier Paar Gefäßschlingen zeichnete, rührt davon her, dass er die Thiere nur in toto untersuchte. Den Analring des Dorsalgefäßes hat er nicht beobachtet, und in Folge dessen ließ er das Dorsalgefäß sich nach links biegen und schließlich in die Seitenlakune münden. Wie schon früher erwähnt, ist seine Angabe in Betreff der Verbindung zwischen dem Bauchgefäß und den Seitenlakunen falsch.

Bidder (1868) konnte nur das Dorsalgefäß und einige Bruchstücke von Seitengefäßen wahrnehmen. Das Ventralgefäß, welches, wenn auch nicht kontraktil, so doch eben so deutlich wie das Dorsalgefäß hervortritt und von allen Clepsinenforschern vor ihm erkannt worden ist, hat er nicht beobachtet. Von den seitlichen Gefäßen sah er, wie Leydig, nur zwei Paar. Seine Angaben über das Blutgefäßsystem von Clepsine sind im Vergleich mit denen seiner Vorgänger Leydig und Budge sehr unvollständig.

Die Angaben Whitman's (1878) über das geschlossene Gefäßsystem übertreffen bei Weitem die eben erwähnten Arbeiten. Sie sind, so viel ich weiß, die richtigsten und vollkommensten, die bis jetzt erschienen sind. Die einzige Lücke ist die, dass er die Verhältnisse zwischen dem Dorsalgefäße und den Darmaussackungen übersehen hat. Dies ist aber nicht zu verwundern, da Whitman das Gefäßsystem nur an gequetschten

Thieren beobachtete; wie das Dorsalgefäß den ganzen Darm umschließt, kann man nur auf Schnitten deutlich wahrnehmen.

Es ist kaum verständlich, dass zwei Jahre nach der letztgenannten Arbeit eine ganz unvollkommene Beschreibung des Gefäßsystems von HOFFMANN (1880) veröffentlicht werden konnte. Seine Angaben sind in vielen Punkten von meinen Befunden so weit abweichend, dass ich nicht nachweisen kann, welche Räume er für Blutgefäße gehalten hat. Die Kommunikationen, welche er zwischen dem Dorsalgefäß und den Seitenlakunen konstatiren wollte, sind aller Wahrscheinlichkeit nach die seitlichen und die dorsalen Kommunikationslakunen.

BOURNE (1884) kam zu ähnlichen Resultaten, wie WHITMAN. Seine Angaben stimmen mit den meinigen fast vollkommen überein. Was die Gefäße in der Darmgegend betrifft, so ließ er diese Frage offen; er erwähnte nur, dass es sehr wahrscheinlich sei, dass der Darm vom Dorsalgefäß durch besondere Äste versorgt werde. In ähnlicher Weise äußerte er sich in manchen Punkten nicht bestimmt und citirte nur die Angaben von früheren Autoren; was er aber als eigene Resultate beschrieb, das kann ich Alles nach meinen Untersuchungen bestätigen.

Nachdem die Verhältnisse des Gefäßsystems durch die Arbeiten von LEYDIG, WHITMAN und BOURNE ziemlich klargestellt worden waren, beging JACQUET (1886) den alten Fehler, die Lakunen mit den Blutgefäßen zu verwechseln. Sein Unternehmen, das Gefäßsystem bei verschiedenen Anneliden zu vergleichen, hat ohne Zweifel großen Werth, was hierbei aber Clepsine betrifft, so muss sein Versuch als misslungen betrachtet werden. Wenn er mit dem Gefäßsystem der übrigen Anneliden nicht die Lakunen, sondern das wirkliche Blutgefäßsystem von Clepsine verglichen hätte, welches allein jenem entspricht, so hätte er die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Hirudineen und anderen Anneliden klarer machen können.

Wie wir oben gesehen haben, verdanken wir unsere heutigen Kenntnisse über das Gefäßsystem von Clepsine hauptsächlich den Untersuchungen von LEYDIG, WHITMAN und BOURNE. Der letzte Forscher schätzt die Arbeit von BUDGE sehr hoch und sagt sogar, dass sie in vielen Punkten diejenige von WHITMAN an Genauigkeit übertreffe. Was die vordere Körperhälfte anlangt, so mag dies wohl der Fall sein, in der hinteren Hälfte aber zeichnete er eine Anzahl von Gefäßen, welche gar nicht nachzuweisen sind; die Deutlichkeit seiner Abbildung hat in Betreff dieser Region die Nachfolger eher irre geführt, anstatt ihnen das richtige Verständnis zu eröffnen. LATASTE z. B. versuchte die Bruchstücke von Gefäßen, welche er bei Batracobdella fand, nach der BUDGEschen Figur zu rekonstruiren. Meine eigenen Untersuchungen haben mich in den Stand gesetzt, einigermaßen das, was Whitman übersehen hat, zu ergänzen, und das, was Bourne unbestimmt ließ, festzustellen; dabei werden die früheren irrthümlichen Angaben korrigirt. Die Hauptpunkte, welche ich zu unserer Kenntnis des Gefäßsystems beitragen konnte, sind: 1) daß das Dorsalgefäß in der Darmgegend sackförmig wird und den ganzen Darm umschließt, 2) dass ein Paar Gefäße das Schlundganglion durchsetzt, und 3) dass die Blutflüssigkeit von der Lakunenflüssigkeit durch die verschiedene Färbung zu unterscheiden ist, ein Umstand, der die Anwesenheit etwaiger Kommunikationen zwischen dem Gefäßsystem und dem Lakunensystem höchst unwahrscheinlich macht.

III. Die Nephridien.

Historisches. Die erste eingehende Beschreibung der Nephridien von Clepsine rührt von Whitman (1878) her. Er giebt an, dass diese Organe der Hauptsache nach je innerhalb eines Segmentes enthalten seien, und nur die äußere Mündung sich in dem folgenden Segmente finde. Nach ihm liegt stets ein Wimpertrichter am inneren Ende jedes einzelnen Organs. Ein ganz feiner Kanal durchsetzt die Zelle, welche an der Ausmündungsstelle sitzt, und läuft dann an einer Seite der rosenkranzartigen Zellenreihe entlang, ohne sie zu durchbohren. Kurze seitliche Zweige werden vom Hauptkanal in jede Zelle entsandt. Dicht am Rande des Körpers findet sich ein Knäuel von Kanälen, aus welchem zwei Kanalschlingen nach der dorsalen Medianlinie hinlaufen. Eine dritte Schlinge, welche nur bis zur Mitte der letzteren reicht, geht gleichfalls vom marginalen Kanalknäuel aus und stellt die direkte Fortsetzung des Ausgangskanals dar. Die kleine Abbildung von einem Nephridium, welche Whitman giebt, zeigt alle wesentlichen Züge des betreffenden Organs und ist jetzt noch eine der vollständigsten Skizzen des ganzen Kanalsystems.

Hoffmann (1880) untersuchte die Nephridien auch, aber da er nur an Schnittpräparaten untersuchte, konnte er kein zusammenhängendes Bild des gesammten Organs gewinnen. Seine Angaben bestehen in Beschreibungen einiger getrennter Theile der Nephridien. Er beobachtete z. B. die Wimpertrichter, welche er folgendermaßen schilderte: »Es hat aber nicht die Gestalt eines Trichters, sondern ähnelt vielmehr am meisten einer zweilippigen Blumenkrone. Jedes Blatt ist rinnenartig ausgehöhlt, Rand und Rinne sind mit langen Cilien bekleidet.« Die kuglige Kapsel, welcher der Trichter aufsitzt, hat er auch beobachtet. »Dieser Sack besteht aus einer dünnen, zarten bindegewebigen Membran, und ist mit zelligen Elementen gefüllt. Die Form von diesen

Zellen ist unregelmäßig, der runde, mit einem kleinen Kernkörperchen versehene Kern liegt excentrisch; das feinkörnige Protoplasma enthält zahlreiche glänzende, eckige oder runde Körnchen.« Wie diese Gebilde mit den übrigen Theilen des Nephridiums in Zusammenhang stehen, darüber konnte HOFFMANN keine Angaben machen; dass dieselben den Nephridien zugehören, schloss er aus der übereinstimmenden Anzahl dieser mit den letzteren. Seine Angaben über die anderen Abtheilungen des Organs sind, wie er selbst sagte, nur äußerst dürftig. Die intracellulare Natur der Kanäle war ihm auch unbekannt geblieben, obgleich er bemerkte, dass die letzteren zuweilen das Aussehen hätten »als ob das Lumen der Röhre mitten durch die Zellen gehe«. Was die Ausmündung betrifft, so konnte er auch hierüber nichts mittheilen.

Um das Exkretionssystem von Gunda mit dem der Hirudineen zu vergleichen, untersuchte auch LANG (1882) die Nephridien bei Clepsine. Er sah die Einmündung der feineren Kanäle in die großen. »Es sind deren verhältnismäßig wenig« sagte er. Die Wimpertrichter beobachtete er auch, da er aber einen anderen Zweck verfolgte, so bieten seine Resultate wenig Interesse für die vorliegenden Betrachtungen.

Die Resultate der Untersuchungen SCHULTZE's (1883) über die Nephridien von Clepsine stimmen in den wesentlichen Zügen mit denen WHITMAN's überein. Er konnte die Wimpertrichter nicht finden, aber zu unserer Kenntnis der histologischen Struktur der übrigen Theile hat er viel beigetragen. Nach ihm besteht das Nephridium aus zwei zuzammenhängenden Theilen, von denen der eine deutlich drei Lumina aufweist. Der andere Theil lässt zwei scharf gesonderte Lumina erkennen. An der Stelle, wo diese zwei Theile sich vereinigen, findet sich noch eine Schlinge, welche in ihrer ganzen Länge zwei dünne Kanäle enthält. Auf Schnitten sah er in dem zweiten, nur zwei deutliche Lumina aufweisenden Theil verästelte Kanäle, welche sich in den die Wandung bildenden Zellen verbreiten. In welcher Beziehung diese Kanäle zu dem Hauptlumen stehen, konnte er aber nicht klar stellen; er glaubt jedoch nicht, dass die ersteren direkt in das letztere einmünden. Wenn man das Lumen auf seiner Abbildung von innen verfolgt, so trifft man zunächst eine Reihe von Zellen, welche rosenkranzartig an einander gereiht sind. Diese Zellen sind von ganz feinen Kanälen durchsetzt. Dann verläuft der Kanal durch den Theil, welcher beim herauspräparirten Organe nur zwei deutliche Lumina aufweist, und wird erst in der Schlinge deutlich erkennbar. Diesen Kanal kann man durch die Schlinge und dann in demjenigen Theil des Nephridiums verfolgen, welcher drei deutliche Kanäle enthält; er stellt selbst einen dieser Kanäle dar. Am Ende dieses Theiles macht er eine Biegung und verläuft dann gerade in entgegengesetzter Richtung, parallel zu dem eben verfolgten Theil desselben Kanals. Er durchzieht die Schlinge rückwärts und findet seine Fortsetzung in einem der beiden Kanäle, welche man deutlich sieht. Zuletzt macht er noch eine kürzere Schlinge und wendet sich dann nach der äußeren Mündung. Es findet sich also ein Kanal in jedem Nephridium; derselbe verbindet die innere und die äußere Öffnung mit einander und bildet zwischen diesen Endpunkten eine bestimmte Zahl Krümmungen von konstanter Form.

Nach Vejdovský (1883) besteht das Nephridium von Clepsine aus drei auf einander folgenden Theilen; nämlich einem drüsigen Theile, einem Ausführungsgange und einer Endblase, welche nach außen mündet. Im drüsigen Theile sind die Zellen von einem Kanal durchbohrt, welcher in jeder Zelle seitliche sich fein verästelnde Zweige abgiebt. Die feinen Verästelungen endigen in der Rindenschicht der Zelle; bei Clepsine marginata zeigen sie erweiterte Räume an ihren Enden, welche ebenfalls in der Rindenschicht liegen. Der Ausführungskanal ist ein einfaches Rohr ohne Seitenzweige; er besitzt einen bedeutend größeren Durchmesser, und seine Wandung wird von einer Reihe cylindrischer Zellen gebildet. Die Endblase ist eine einfache Einstülpung der äußeren Haut und soll der mit Muskeln ausgestatteten Blase von Hirudo etc. entsprechen. Die Anwesenheit eines Wimpertrichters an dem inneren Ende des Apparates verneint er gänzlich. Er sagt, dass dieses Gebilde, wenn es überhaupt zur Entwicklung käme, nur in ganz jungen Stadien vorhanden sein könne und zwar nur für sehr kurze Zeit.

Was den Verlauf des Nephridialkanals anlangt, so stimmen die Angaben von Bourne (1884) mit denen von Whitman und Schultze vollkommen überein. Am innersten Ende findet man zunächst einen Trichter und dann eine sackartige Erweiterung, welcher der erstere aufsitzt. Der Inhalt dieser Erweiterung besteht aus degenerirten Blutkörperchen und Epithelzellen. Weiter folgt eine einfache Reihe von Zellen, in welchen das Lumen sehr schwach entwickelt ist und in jeder Zelle Verästelungen aufweist. Der weitere Verlauf des Kanals ist genau derselbe, wie Schultze ihn angegeben hat. An der äußeren Öffnung hat Bourne keine besondere Blase beobachtet.

Die Schilderung des Nephridiums, welche Bolsius (1889, 1891) macht, ist von den oben angegebenen ganz verschieden. Er behauptet, dass das Organ aus einem Zellenstrange bestehe, welcher sich zwischen den Divertikeln des Darmes, den Lakunen und den Muskelfasern aufwinde. In Betreff des Kanals sagt er »contrairement à l'assertion de Schultze, nous n'y avons constaté l'existence d'un canal principal et de deux canaux de calibre plus faible«. Die einfache Zellenreihe soll von drei Kanälen verschiedener Länge durchsetzt sein, die ihren Ursprung stets im Zellleibe einer Zelle nehmen. Die drei Kanäle treten an einer ihrer Lage nach nicht ganz konstanten Stelle zusammen und bilden dann einen gemeinsamen Ausführungsgang, welcher in eine kleine reducirte Blase einmündet. Ferner beschreibt er ein ganz merkwürdiges Gebilde zwischen je zwei Zellen in der Mittelregion: »Les cellules sont toujours unies par autant de prolongements qu'il y a des canaux. Ces prolongements sont independants l'un de l'autre.«

Leuckart (1893) betonte, dass die kleinen Zellen im Trichterapparat keine Zerfallprodukte sind, wie Bourne angenommen hat, sondern wirklich thätige Zellen, die von Nephridialkanälchen durchzogen sind, und so einen Theil des Nephridiums darstellen. Er hob ferner die Anwesenheit der verästelten Kanäle in der Rinde der Trichterzellen hervor; diese stehen nach ihm aber nicht in direktem Zusammenhange mit dem weiten Flimmergange. Bei Clepsine ist der centrale Zellenhaufen von einer eigenen Bindegewebshülle umgeben, und trägt immer nur einen Einzeltrichter. »Der letztere hat allerdings nicht überall die gleiche Form, nicht einmal immer an den Nephridien derselben Art, ist aber stets von einfacher Bildung. In der Regel erscheint er als ein röhrenartiger Aufsatz mit flimmernden Endlappen, die bald hornartig gestreckt, bald auch kürzer und dann am Rande gekerbt sind. . . . . . . Von dem zapfenartig hervorragenden Wurzelende aus sieht man die Substanzmasse des Trichters in Form eines dünnen und gefäßhaltigen Überzugs eine Strecke weit an der inneren Fläche der Kapsel hinziehen.« Er hat also den Trichterapparat, welcher bis dahin überhaupt nur sehr mangelhaft untersucht und von Manchen rundweg geleugnet worden war, eingehend beschrieben und damit den Beweis geliefert, dass dieses Gebilde keineswegs ein in Rückbildung begriffenes Organ sei. An der kugligen Kapsel folgt eine Reihe von großen hellen Zellen, welche von dünnen Gefäßen durchzogen sind. Diese Kanäle setzen sich in die Kapsel kontinuirlich fort.

Aus den oben angeführten Skizzen der vorhandenen Angaben ergiebt sich, dass über die Nephridien von Clepsine noch manche Unklarheit herrscht. Der Trichter z. B. wurde von Vejdovský, Schultze und Bolsius nicht beobachtet; der letztgenannte Forscher, dessen Untersuchungen dem Anscheine nach am eingehendsten sind, bestätigt die Angabe von Vejdovský und verneint die Anwesenheit des Trichters entschieden. Hoffmann, Whitman und Bourne dagegen versicherten die Existenz solcher Gebilde und beschrieben sie. Auch das Lumen des Nephridiums selbst besteht nach Whitman, Schultze und Bourne aus einem gewundenen Kanal, während Vejdovský und Bolsius das Vorhandensein eines »recurrent duct« verneinen. Nach Bolsius sollen statt eines, drei neben einander verlaufende Kanäle das Organ durchsetzen. Die Endblase wurde von Vejdovský und Bolsius beobachtet, aber Whitman, Schultze, Bourne u. A. erwähnen dieselbe nicht. Schultze gab an, dass sich der Ausführungskanal direkt an der Oberfläche des Körpers öffne. Die Beziehungen zwischen den feineren Kanälen und dem Hauptkanal, die Verhältnisse der verschiedenen Theile des Organs zu einander, die Verbindungsweise der durchbohrten Zellen, die topographische Lage des Nephridiums, alles Dies gehört zu den Punkten, worüber unsere Kenntnis noch unvollkommen ist.

Eigene Beobachtungen.

Kein Organ im Clepsinenkörper bietet dem Forscher so viele Schwierigkeiten als die Nephridien. Hier kann man es absolut nicht umgehen, Quetschmethode und Schnittmethode gleichzeitig in Anwendung zu bringen. Die Kanäle sind an manchen Stellen so dünn, und ihr Verlauf so komplicirt, dass man kaum erwarten darf ein Gesammtbild des Organs aus Schnitten allein richtig rekonstruiren zu können, selbst wenn man eine vollständige Schnittserie hat; anders bei einem frisch komprimirten Exemplar einer jungen Clepsine: hier treten die Kanäle durch starkes Lichtbrechungsvermögen ihres Inhalts deutlich hervor, ihren Verlauf kann man daher ohne besondere Mühe bis zu der marginalen Partie verfolgen, wo die Kanäle ein Labyrinth bilden. Ein oberflächlicher Blick auf ein frisches Totopräparat ist für die Gewinnung eines allgemeinen Bildes des Kanalverlaufes von größerer Bedeutung, als eine sorgfältig ausgeführte Untersuchung einer Schnittserie. Bei manchen Exemplaren, deren einige durch unbekannte Ursachen einen von einer klaren Flüssigkeit stark aufgetriebenen Magen hatten, war ich im Stande den ganzen Verlauf des Nephridialkanals von dem Trichter bis zur Ausmündung nach außen zu verfolgen. Um die feineren histologischen Strukturen zu untersuchen, muss man sich, wie es sich von selbst versteht, zum größten Theil auf Schnittpräparate stützen.

Lage. In Fig. 38 habe ich versucht, das gesammte Nephridium in seiner natürlichen Lage schematisch darzustellen. Das ganze Organ hat ungefähr die Form eines Hufeisens, dessen einer Schenkel aus einer Schlinge, dessen anderer aus zwei von einander unabhängigen Zellenreihen besteht. Das Hufeisen hat seinen Platz zwischen den Magendivertikeln und dem Muskelschlauch der Leibeswand; seine horizontale Verschiebung wird vielfach durch dorsoventrale Muskeln verhindert. Das Organ selbst, die bindegewebigen Balken, die dasselbe befestigen, und die dorsoventralen Muskeln, die sich neben ihm ausspannen, trennen einen Theil der Leibeshöhle in eine Anzahl von kleineren, zusammenhängenden Räumen, welche ich früher als Zwischenlakunen bezeichnete. Der Wimpertrichter, welcher einer der Zellenreihen aufsitzt, die einen Schenkel des Hufeisens bilden, findet sich stets in der Medianlakune oder ihren Erweiterungen unterhalb der Magendivertikel. Die übrigen Theile nehmen den zwischen den Zwischenlakunen übrigbleibenden Raum ein, oder richtiger gesagt, sie liegen in den letzteren, wie man aus der Vergleichung verschiedener Species ersehen kann. Bei Cl. tessellata ist das ganze Nephridium von den Zwischenlakunen umhüllt, indem die Lakunen hier durch die geringe Entwicklung der Muskeln und die Kleinheit der Nephridialzellen selbst einen großen offenbar einheitlichen Raum repräsentiren. Cl. marginata weist ein Übergangsstadium auf; hier ist das Nephridium ebenfalls zum großen Theil von den Zwischenlakunen umgeben, aber diese Verhältnisse treten wegen der stärkeren Entwicklung der Muskeln und der flachen Körperform nicht so deutlich hervor, wie bei der letzten Art. Wenn man aber Cl. complanata untersucht, so findet man, dass hier die Lagenverhältnisse den oben geschilderten auf den ersten Blick nicht zu entsprechen scheinen. Bei dieser Form ist der Körper stark abgeplattet, die Nephridialzellen sind ungemein groß, und die dorsoventralen Muskeln stark entwickelt, so dass für die Zwischenlakune nur sehr wenig Raum übrig bleibt. In Folge dessen sind die Nephridien an vielen Punkten nicht von Zwischenlakunen umhüllt, und es scheint, als ob sie direkt in einer parenchymatösen Masse lägen, welche hier und da durch blutführende Hohlräume durchbrochen ist. Nur durch Vergleichung kann man die Überzeugung gewinnen, dass auch hier, wie bei allen übrigen Arten, das Nephridium in der Leibeshöhle des Thieres gelagert und von einer Anzahl von bindegewebigen Gebilden festgehalten ist.

Zahl. Die Zahl der Nephridien ist bei den verschiedenen Arten nicht immer die gleiche. Bei Cl. tessellata, Cl. marginata und Cl. bioculata habe ich stets 16 Paar beobachtet; sie finden sich nämlich segmental in der Körperregion zwischen dem VII. und XXII. Segmente. Sie sind im mittleren Theil des Körpers am meisten entwickelt und werden nach beiden Enden immer kleiner; in wesentlichen Punkten aber zeigen sie keine Verschiedenheiten. Im Gegensatz zu diesen Arten weisen Cl. complanata und Cl. heteroclita nur 13 Paar vollständiger Nephridien auf. Das erste Paar besitzt nur noch die im VII. Segment gelegene äußere Öffnung; die Hauptmasse ist stark reducirt und besteht nur aus einem Stück Rohr, welches mit dem Nephridium im nächsten

Segmente in Zusammenhang steht. Das zweite und das dritte Paar sind ziemlich normal entwickelt; sie zeichnen sich aber von den übrigen Nephridien dadurch aus, dass sie nicht isolirt verlaufen, sondern zusammenhängend sind. Die nächsten zwei Segmente besitzen überhaupt keine Nephridien. Vom XII. Segmente an zeigen die Nephridien keine Besonderheiten und verhalten sich wie bei allen anderen Arten.

Die Reduktion der einzelnen Nephridien nach Zahl sowohl wie nach Form scheint in einem gewissen gesetzmäßigen Verhältnis zu der Körperform der betreffenden Arten zu stehen. Cl. tessellata hat einen Körper, welcher nach beiden Enden zu nur sehr allmählich schmäler wird, und so ist ein Segment in der Nähe der Körperenden, z. B. das VII., nicht sehr von einem Segmente aus der Mitte verschieden. Bei Cl. marginata und Cl. bioculata ist die Abnahme der Körperbreite nach beiden Enden bedeutend größer, aber sie ist nie so stark wie bei Cl. complanata oder Cl. heteroclita. Diese letzten Arten haben einen mandelkernförmigen Körper, dessen Ränder von der sehr breiten Mitte aus sich nach den Enden zu rasch nähern, so dass zwei Segmente, aus dem mittleren Theil und dem vorderen Ende abweichend groß sind. Die Masse eines Nephridiums kann auf zweierlei Weise verringert werden, 1) durch die Abnahme der Größe des ganzen Organs, 2) durch das Verschwinden einzelner Theile. Die erstere Modifikation trifft man bei allen Arten; man sieht nämlich, dass das Nephridium nach beiden Körperenden zu allmählich kleiner und zu gleicher Zeit auch mehr oder minder einfach wird. Die zweite findet sich bei Cl. complanata und Cl. heteroclita, wo die erste allein nicht mehr hinreicht um den räumlichen Verhältnissen der Segmente der Körperenden sich anzupassen. Das erste Paar ist hier nur durch ein Stück des Ausführungsganges vertreten. Das vierte und das fünfte sind vollständig verloren gegangen, wahrscheinlich wegen der Anwesenheit der Endabschnitte der Geschlechtsorgane, welche in diesen Segmenten einen ansehnlichen Raum einnehmen.

Allgemeiner Bau. Das Nephridium ist ein Rohr, welches sich zwischen der inneren und der äußeren Nephridialöffnung ausdehnt. Es zeigt eine eigenthümliche Windung, welche für alle Arten, abgesehen von einigen nebensächlichen Abweichungen, stets dieselbe ist. Fig. 34 wurde nach einem frischen Quetschpräparat gezeichnet, kombinirt mit den Ergebnissen der Schnittserienuntersuchung, und soll dazu dienen, ein allgemeines Bild des gesammten Organs zu geben. Während diese Figur das Organ als einfach flach gedrückt und von oben gesehen darstellt, zeigt die Fig. 38 schematisch dasselbe Organ in seiner natürlichen Lage. Die beiden Figuren habe ich nach den Nephridien entworfen, welche ihre äußeren Öffnungen im XIII. Segment tragen.

Wenn man ein Nephridium von der inneren Öffnung aus verfolgt, so trifft man zunächst auf den Wimpertrichter (*tr*). Derselbe sitzt einer kugeligen Kapsel (*caps*) mit zelliger Inhaltsmasse auf, an welche sich eine Reihe von Zellen (*dr*) anschließt, die von einem dünnen verästelten Kanal durchsetzt sind. Verfolgt man den Kanal weiter, so sieht man, dass er in den labyrinthartigen Knäuel (*lab*) eintritt, den die Kanäle am Körperrande bilden, und dort einige Krümmungen aufweist. Von hier an wendet er sich in den dorsalen Schenkel des Hufeisens, und zwar in denjenigen Theil desselben, welcher nach vorn liegt (*a*). Gegen die Spitze zu, d. h. in der Nähe der Medianebene des Thieres, verändert sich der Kanal in seinem Aussehen; er hört auf, feine seitliche Zweige auszusenden und wird zu einem einfachen Rohre. Dieses Rohr verläuft nach hinten und dann nach dem marginalen Knäuel, aus welchem es aber bald austritt, indem es sich um sich selbst dreht und parallel zu dem bereits besprochenen Theil nach dem Rücken zu sich fortsetzt. Der weitere Verlauf ist genau parallel dem letzteren, bis der Kanal abermals in den Knäuel gelangt. Hier bildet er einige Schlingen und verläuft dann von Neuem in der vorderen Abtheilung (α) des dorsalen Nephridialabschnittes nach der Medianlinie des Thieres zu. Bei seiner Wanderung aber erreicht der Kanal nicht die Spitze des dorsalen Hufeisenschenkels, sondern wendet sich in einer bestimmten Entfernung von derselben nach hinten und tritt in die hintere Abtheilung (β) ein. Dann verläuft der Kanal nach dem Knäuel, durchsetzt das letztere abermals und zeigt, nachdem er als ein selbständiges Rohr aus dem Knäuel ausgetreten ist, einige Krümmungen (*nephg*), um schließlich in einer sackförmigen Einstülpung des Hautepithels zu münden.

Wir sehen also, dass das Nephridium ein vielfach gewundenes Rohr ist; die Wandung des Rohres ist aber nicht immer selbständig. An den Stellen, wo zwei oder mehrere Kanäle neben einander verlaufen, sind die Wandungen verwachsen, was dem ganzen Organe das Ansehen eines Hufeisens verleiht, nicht das eines einfachen Rohres, das es doch in Wirklichkeit ist. Demgemäß werde ich bei der Beschreibung des Nephridiums das Organ in Abschnitte theilen, welche durch die Verwachsung der Wandungen zu Stande kommen. Die Zellenreihe, welche zwischen dem marginalen Knäuel und der kugeligen Kapsel liegt, nenne ich die der drüsigen Zellen (*dr*). Die schlauchartigen Zellen, welche das Knäuel mit der Hauteinstülpung verbinden, bilden den

Ausführungsgang (*nphg*). Sie stellen beide eine einfache Reihe von Zellen dar, und setzen den ventralen Schenkel des hufeisenförmigen Nephridiums zusammen. Den dorsalen Schenkel theile ich der äußeren Gestalt nach in drei Abtheilungen; nämlich in eine vordere, eine mediane und eine hintere. Die mediane Abtheilung (γ), welche der Medianebene des Thieres am nächsten liegt, enthält nur zwei Kanäle. Die vordere (α) wird durch die Verwachsung dreier Kanäle gebildet, deren zwei ein einfaches Lumen besitzen, deren dritter mit seitlichen Verzweigungen ausgestattet ist. Die hintere Abtheilung (β) endlich umfasst ebenfalls drei Kanäle, die ausschließlich einfache Lumina aufweisen; sie ist stets bedeutend dünner als die vordere Abtheilung.

Wimpertrichter. Wie ich schon oben erwähnt habe, beginnt der Nephridialkanal an seinem proximalen Ende mit einem Wimpertrichter. Dieses Organ wechselt bei den verschiedenen Species vielfach in Größe und Gestalt; es besteht aber überall aus drei großen verschmolzenen Zellen, von denen eine den basalen, stielförmigen Theil bildet. Die anderen beiden Zellen sitzen der letzteren auf und stellen die beiden Lappen dar, die an der der Medianebene des Thieres zugekehrten Fläche mit Wimpern bekleidet sind. Fig. 39 ist eine Abbildung eines Wimpertrichters von Cl. complanata und zeigt diese Verhältnisse ganz deutlich; man sieht auch, wie die beiden Lappen mit einer Rinne versehen sind, deren Konkavität durch den Kanal der Basalzelle hindurch in die Kapselhöhle sich fortsetzt. Die Lappen sind stets in einer Ebene angeordnet, die zu der Längsachse des Thieres senkrecht steht, so dass sie auf Querschnitten als ein gabeliges Gebilde erscheinen.

Die Basalzelle hat die Form eines Schlauches; der Kanal, welcher sie durchsetzt, ist also ein intracellulärer. Die innere Fläche des Kanals ist eben so dicht bewimpert wie die Rinnen der Lappenzellen, die Wimpern sind aber hier nach der Kapsel zu gerichtet. An der Stelle, wo die Basalzelle mit der Wand der Kapsel in Zusammenhang tritt, zeigt sie eine zapfenartige Hervorragung in das Innere derselben. Eine Anzahl von kleinen Kernen, etwa zehn, findet sich an der Peripherie des Zapfens; ihre Größe ist der der Zellen in der Kapsel gleich. Das Protoplasma der Basalzelle setzt sich als eine dünne Hülle um das Ende der letzteren fort und geht dann in die Wandung der Kapsel über; die kleinen Kerne gehören dieser Hülle des Zapfens an.

Die peripherische Partie dieser drei Zellen zeigt eine Struktur, welche man bei vielen anderen Nephridialzellen beobachtet. An gefärbten Schnitten sieht man, dass das Protoplasma in einer Reihe von Stäbchen angeordnet ist, die senkrecht zur Oberfläche der Zelle stehen. Zwischen den kräftig gefärbten Stäbchen bleiben sehr schwach gefärbte

Räume frei, und verleihen der Peripherie ein palissadenartiges Ansehen. Wegen der Kleinheit des Gebildes kann ich nicht bestimmt sagen, ob die hellen Räume ein Kanalsystem darstellen, oder ob sie nur ein besonderer Theil des Protoplasmas sind.

Der Wimpertrichter ist an seiner äußeren Seite von einer ganz dünnen Bindegewebshülle bekleidet. In Fig. 53 habe ich einen Querschnitt durch eine Lappenzelle gezeichnet, aus welchem man sieht, dass die bindegewebige Hülle dieselbe von allen Seiten umschließt, abgesehen von der, welche die Wimpern trägt. Diese Hülle umschließt also den ganzen Trichter und geht dann entweder in den bindegewebigen Überzug der Kapsel oder direkt in die Bindegewebsmasse des Körpers über.

Bei Cl. marginata, Cl. bioculata, Cl. papillosa, Cl. heteroçlita und Cl. complanata sind die Trichter sehr ähnlich gebaut. In ihrer Größe wechseln sie je nach dem Alter des Thieres und nach der Körperregion, ihre Gestalt aber, welche selbst bei erwachsenen Exemplaren ziemlich einfach ist, weist nur geringe Abweichungen auf. Ein Trichter aus dem VIII. Segment einer Cl. complanata ist gewöhnlich kaum halb so groß als einer aus der Mitte desselben Thieres; bei dem ersteren ist die Wimperfläche verhältnismäßig weniger entwickelt, und die beiden Lappen sind folglich nicht so weit von einander entfernt. Der eine ähnelt dem Buchstaben Y, während der andere, wie es die Figur zeigt, die Gestalt eines T aufweist. Die Länge des Trichterstieles ist auch eine schwankende. Gewöhnlich besitzt derselbe eine ziemlich ansehnliche Länge, aber auf Schnitten von Cl. heteroclita habe ich ihn an manchen Segmenten ganz verkürzt gefunden, so dass die Lappen fast direkt auf der Kapsel aufzusitzen schienen. Cl. marginata, welche sonst gewöhnlich als eine Zwischenform zwischen Cl. complanata u. A. und Cl. tessellata anzusehen ist, schließt sich in der Gestalt des Trichters der ersteren Gruppe an und zeigt kaum eine Abweichung in der Bildung desselben. In der mittleren Region einer erwachsenen Cl. marginata ist der Trichter dem einer Cl. complanata ganz ähnlich und besitzt keine von den Eigenthümlichkeiten, welche dasselbe Organ bei Cl. tessellata charakterisiren.

In der Jugend ist Cl. tessellata mit eben so einfachen Trichtern ausgestattet wie die übrigen Arten. Mit dem Wachsthum aber wird der Trichter immer komplicirter, indem sich die Wimperfläche in viel höherem Grade entwickelt als die anderen Theile. Fig. 40 stellt ein solches Organ dar, welches aus der mittleren Körperregion (XV. oder XVI. Segment) eines erwachsenen Thieres herauspräparirt wurde. Die beiden Zellen, welche je einen Lappen bilden, messen 0,3 mm in der

Länge und sind, abgesehen natürlich von den Eiern, die größten Zellen im ganzen Körper. Jede enthält einen großen runden Kern in der Mitte und trägt zwei bewimperte Wülste, die der Peripherie der Zellen entlang laufen und sich an der Spitze vereinigen. Dieselben verlaufen im Wesentlichen parallel, weisen aber hier und da Ausstülpungen an den Seiten auf, welche einfach oder, wie es gewöhnlich der Fall ist, gegabelt sind. Auf diese Weise kann das Organ einen sehr komplicirten Umriss erhalten, so dass es sich, wenn allein auf Schnitten studirt, nur mit Schwierigkeit auf die einfache Gestalt desselben Organs bei anderen Arten reduciren lässt. Wenn man aber das Gebilde bei Thieren von verschiedenem Alter und in verschiedenen Regionen des Körpers vergleicht, so wird man bald sehen, dass auch der komplicirteste Trichter aus dem einfachsten herzuleiten ist, und zwar durch die Annahme, dass bei dem ersteren die Wimperfläche sich viel mächtiger entwickelt hat als bei dem letzteren. Die zwei Wimperwülste sind nichts Anderes als die Ränder der wimpertragenden Rinne eines einfachen Trichters; wenn diese fortwährend an Länge zunehmen, so werden sie bald die Zellen umwachsen und sich in Folge dessen falten, wie dies aus der Figur ersichtlich ist. Wenn aber die Wimperwülste noch weiter wachsen, dann bilden sie seitliche Ausstülpungen, deren Zahl bis auf sieben oder acht an jeder Seite anwachsen kann. Die Wimpertrichter der übrigen Arten stehen also zeitlebens auf einer Stufe, welche die von Cl. tessellata in ihrer Entwicklung durchlaufen.

Wie schon oben erwähnt wurde, besitzen Cl. tessellata, Cl. marginata und Cl. bioculata 16 vollkommen ausgebildete Wimpertrichter, während Cl. complanata und Cl. heteroclita deren nur 13 aufweisen. In der mittleren Körperregion liegen sie im ersten Ringe jeden Segmentes und stets zu beiden Seiten des Ganglions.

Kapsel. Die Kapsel, in welche der Kanal des Trichters hineinführt, wird von einer großen Anzahl kleiner Zellen gebildet, die alle dieselben Eigenschaften besitzen. Ihrer Lage nach kann man dieselben in die peripheren, welche die Wandung der Kapsel bilden, und in die centralen, welche gewissermaßen den Inhalt der Kapsel repräsentiren, eintheilen; diese Eintheilung ist aber eine nur äußerliche, da die Zellen der beiden Partien keine wesentlichen Abweichungen zur Schau tragen und mit einander stellenweise verschmolzen sind. Die ganze Kapsel hat in der Regel die Gestalt einer Kugel und liegt je nach den Arten und Körperregionen ganz oder theilweise in der Bindegewebsmasse des Leibes. An der Stelle, wo die Kapsel von den Lakunen umgeben ist, findet sich eine dünne Hülle von Bindegewebe, welche die eigentlichen Nephridialzellen der Kapsel von der Lakunenflüssigkeit trennt.

In Fig. 43 ist ein Schnitt durch die Kapsel dargestellt. Die Zellen, welche die Kapselwand bilden, sind alle zu einer Art Zellenkomplex zusammengeschmolzen; man findet keine Grenze zwischen den benachbarten Zellen. Eben so wenig sind diese an manchen Stellen von den inneren Zellen getrennt, wie man an der unteren Seite der Figur sieht. Diese letzteren sind auch vielfach mit einander verschmolzen, und der Raum, welcher sich zwischen den Zellen findet, gewinnt hierdurch ein irreguläres aderartiges Ansehen. Einige von den Zellen enthalten ferner feine Kanäle, welche die Zellen einfach oder zu mehreren durchbohren, ein Umstand, welcher dafür spricht, dass wenigstens ein Theil des in der Kapsel befindlichen Raumes intracellulärer Natur ist.

Die peripherischen Zellen sind nicht immer den übrigen Zellen so vollkommen ähnlich, wie dies in der Figur dargestellt ist. In manchen Fällen sind sie mehr oder minder stark abgeplattet, so dass sie von den inneren polygonalen Zellen sich deutlich unterscheiden. Wenn man aber die Schnitte genauer untersucht, so findet man, dass sie auch hier stets mit den übrigen Zellen in Zusammenhang stehen, und dass das Protoplasma der einen in das der anderen ohne Weiteres übergeht.

Das Lumen der Kapsel ist an der Einmündungsstelle des Trichters stets am größten. Von hier an spaltet es sich und verbreitet sich nach allen Richtungen zwischen den peripherischen und den inneren Zellen, indem es sich immer mehr in kleine Kanäle auflöst. Die irregulär verlaufenden und vielfach anastomosirenden Hohlräume, die man auf Schnitten zwischen den inneren Zellen findet, münden sammt und sonders in den oben erwähnten becherförmigen Hohlraum der Kapsel. Alle Räume bilden also ein System von zusammenhängenden, jedoch ziemlich komplicirten Kanälen, welche, wie ich früher angegeben habe, mindestens theilweise intracellulär sind. In ganz jungen Stadien ist das Lumen nur gleichmäßig zwischen den Zellen vertheilt, so dass kein besonderer größerer Raum zu Stande kommt. Der letztere scheint demgemäß ein Verschmelzungsprodukt der Kanäle zu sein, welche mit dem Wachsthum der Kapsel immer feiner werden.

Die Kapsel weist einen höheren Grad der Variabilität auf als der Wimpertrichter. Wenn wir zunächst die Größe betrachten, so treffen wir einmal auf verschwindend kleine Kapseln und dann wieder auf solche von 0,4 mm Durchmesser. Die Übergangsformen zwischen diesen beiden Extremen stehen in direktem Verhältnis zu der Größe des Körpers selbst und der Körperregion, in welcher die betreffenden Organe liegen. Bei einer jungen Cl. tessellata habe ich im VI. Segment, in dem der Trichter alle wesentlichen Charaktere, wenn auch in bescheidenen Dimensionen, aufwies, eine so kleine Kapsel gefunden, dass der Trichter den drüsigen Zellen direkt aufzusitzen schien. Die größten Kapseln besitzt, wie man der Größe des Körpers nach erwarten kann, Cl. tessellata. Wenden wir uns nun zu der Beschaffenheit der Zellen selbst, so finden wir auch hier bedeutende Abweichungen bei verschiedenen Arten und Altersstufen. Bei Cl. complanata, deren Kapsel ich in Fig. 43 gezeichnet und als Typus solcher Gebilde angenommen habe, haben die kleinen, oft zusammengeschmolzenen Zellen ein dichtes granulirtes Protoplasma, welches sich sehr schön färben lässt, während dieselben bei Cl. tessellata viel größer sind und ihr Protoplasma ein retikulirtes Ansehen hat und den Farbstoff nur in sehr geringem Maße aufnimmt.

Auf Schnittpräparaten von Thieren, welche derselben Art angehören und in derselben Weise behandelt worden sind, bemerkt man oft große Unterschiede in der Beschaffenheit der Kapselzellen. Was die Ursache dieser Erscheinung ist, kann ich nicht sagen; ich möchte bloß erwähnen, dass die Kapselzellen viel deutlicher bei solchen Exemplaren sind, welche den Inhalt ihrer Geschlechtsorgane noch nicht entleert, als bei solchen, die ihre Geschlechtsprodukte bereits abgesetzt haben. Die Kapsel, welche ich in Fig. 43 abgebildet habe, ist einem Thiere entnommen, dessen Hoden von noch nicht vollständig entwickelten Samenzellen angefüllt waren; dieselbe besteht aus Zellen, welche die verschiedenen Farbstoffe ziemlich gut absorbirten. Bei denjenigen Thieren dagegen, deren Hoden schon leer sind, zeigen nicht nur die Nephridialkapseln, sondern auch andere Gewebe Verschiedenheiten. Durch die Zusammenfaltung der Hoden wird die Leibeshöhle vergrößert, hauptsächlich die Zwischenlakunen. Die freien Cölomepithelzellen scheinen die retikuläre Struktur besser zur Schau zu tragen, als sonst; die Räume zwischen dem Balkennetzwerk bleiben fast ungefärbt. Die Zellen in der Kapsel lassen sich hier nicht so gut färben, indem nur die Kerne stark tingirt werden, das Protoplasma aber eine ähnliche netzförmige Struktur aufweist, wie die Epithelzellen. Ob die ungefärbt gebliebenen Räume intracelluläre Kanäle oder vacuolenähnliche Gebilde darstellen, kann ich nicht entscheiden.

In manchen Kapseln findet man ungefähr in der Mitte eine kugelige Partie, deren Zellen eine andere Struktur zeigen als die peripheren. In Fig. 42 habe ich einen Schnitt durch eine solche Stelle gezeichnet; derselbe ist durch eine Kapsel von Cl. complanata geführt. Eine Anzahl von Zellen ist hier zu einem kugeligen Syncytium zusammengeschmolzen, in welchem keine Spur von Zellgrenzen zu beobachten ist. Die Kerne weisen gleichfalls andere Umrisse auf, als die der übrigen Zellen; sie sind nicht mehr so rund wie bei den letzteren, sondern haben eine abgeplattete mehr oder minder uhrglasförmige Gestalt. Der ganze Kern wird durch Hämateïn gleichmäßig und sehr intensiv gefärbt, und so tritt in der chromatischen Substanz nicht dieselbe Differenzirung hervor, wie bei den anderen Kernen. Auf Schnitten findet sich in dieser Masse eine Anzahl ganz feiner Räume, die ich, da es mir durch die Untersuchung von vielen Präparaten fast zweifellos geworden ist, als intracelluläre Kanäle in Anspruch nehme. An einigen Stellen ist die Kommunikation zwischen diesen Kanälen und dem übrigen Hohlraume der Kapsel wahrzunehmen. Dieses kugelige Syncytium ist keineswegs vollständig von den übrigen Zellen getrennt; es steht vielmehr fast an allen Seiten mit den benachbarten Zellen in Zusammenhang, und es scheint sogar, dass einige von den intracellulären Kanälen in die letzteren sich fortsetzen.

Wie wir oben gesehen haben, können wir den Bau der Nephridialkapsel, abgesehen von Einzelheiten, folgendermaßen auffassen: sie ist ein kugelförmiges Aggregat zusammenhängender Zellen, dessen zwischen und in den Zellen befindlicher Hohlraum mittels des Wimpertrichters mit der Leibeshöhle in Verbindung steht. Wie dieser Raum mit dem Lumen des Nephridialkanals zusammenhängt, wird später erörtert werden.

Drüsige Zellen. Unter dieser Bezeichnung verstehe ich die einfache Reihe von Zellen, welche sich zwischen der Kapsel und dem marginalen Knäuel der Kanäle findet. Fig. 37 ist eine Darstellung dieser Zellenreihe nebst der Kapsel und dem Trichter. Die drüsigen Zellen haben alle eine mehr oder minder kugelige Gestalt und sind an einander gereiht, so dass die gesammte Reihe das Ansehen eines Rosenkranzes gewinnt (*dr*). Jede Zelle enthält einen ansehnlichen runden Kern und ist von einem feinen Kanal durchbohrt. Der letztere durchsetzt die ganze Reihe und sendet eine Anzahl von feinen verästelten Zweigen in jede Zelle. Die Größe der Zellen steht bei einer und derselben Art immer in direktem Verhältnisse zu der des Körpers, und ich habe Grund zu der Annahme, dass die Zahl der Zellen mit dem Wachsthum des Thieres nicht wesentlich zunimmt, und dass die Vergrößerung dieser Zellenreihe lediglich durch das Wachsthum der einzelnen Zellen zu Stande kommt, obgleich ich die Zahl derselben nicht genau habe feststellen können.

Die größten drüsigen Zellen hat Cl. complanata. Sie messen bei erwachsenen Thieren 0,14 mm und ihre Kerne 0,03 mm. Fig. 47 zeigt die drei vordersten Zellen einer Reihe. In jeder liegt ein Hauptkanal, welcher ungefähr in der Mitte der Zelle eine Anzahl von feinen Zweigen in radiärer Anordnung aussendet. Der Hauptkanal ist an einigen

Stellen deutlich als ein einfacher Kanal zu erkennen, während er an anderen als ein Bündel von anastomosirenden Kanälen erscheint. Wenn das Letztere der Fall ist, so kann dies auf zwei verschiedene Weisen geschehen; entweder ist nämlich der Kanal wirklich in feinere Kanäle gespalten, oder er bleibt einfach, ist aber durch eigenthümliche Ausbildung seiner Oberfläche modificirt. Fig. 52 zeigt einen Querschnitt einer drüsigen Zelle; man sieht hier, dass der Hauptkanal einen mehrfach verzweigten Umriss aufweist. Wenn eine solche Zelle in einer anderen Richtung geschnitten wird, so gewinnt der Hauptkanal das Ansehen, als sei er in mehrere Kanäle gespalten. Bei Cl. bioculata, Cl. heteroclita und Cl. papillosa verhält sich der Kanal im Wesentlichen genau so wie bei Cl. complanata.

Bei Cl. marginata sind die drüsigen Zellen bedeutend kleiner, und ihre Verwandtschaft zu den Farbstoffen ist eine andere als die oben geschilderte. In Fig. 46 sind drei solche Zellen dargestellt; da diese Zellen von einem erwachsenen Exemplar herstammen, wie die in Fig. 47 und die Vergrößerung bei beiden Abbildungen dieselbe ist, so giebt eine einfache Vergleichung der beiden Figuren Aufschluss über die Größenverhältnisse der drüsigen Zellen bei Cl. complanata und Cl. marginata. Während die großen drüsigen Zellen von Cl. complanata nur sehr schwach gefärbt werden, lassen sich die von Cl. marginata ziemlich stark tingiren. Beide weisen an der Peripherie eine Zone von granularem Protoplasma auf, welche bei Schnittpräparaten durch ihre stärkere Färbung leicht zu erkennen ist; bei Cl. complanata ist diese Schicht freilich sehr dünn, wie dies aus Fig. 47 und 52 hervorgeht. Bei Cl. marginata ist sie hingegen ziemlich mächtig. An den Stellen, wo die Zellen mit einander zusammenhängen, geht die granulare Zone einer Zelle in die der benachbarten über. Der Hauptkanal ist hier viel dicker als bei Cl. complanata und zeigt niemals die eigenthümliche Faltenbildung oder die Spaltung in ein Bündel von Kanälen. Die seitlichen Zweige sind ebenfalls dicker und endigen nach wiederholten Verästelungen in die peripherische Zone des granulirten Protoplasmas.

Die drüsigen Zellen von Cl. tessellata weichen in manchen Beziehungen von denen der beiden erwähnten Arten ab. Zunächst fällt die außerordentliche Dicke des Hauptkanals auf. Wie aus Fig. 54 zu ersehen ist, besitzt der letztere ein ansehnliches Lumen, welches die Reihe der drüsigen Zellen durchsetzt. Die Zellen sind hier mit einander in weit höherem Grade verwachsen als bei anderen Arten, indem dieselben so innig zusammenhängen, dass die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nur durch seichte Einschnürungen angedeutet sind. Der Hauptkanal hat ferner einen glatten Kontour, welcher bei anderen Arten nie vorkommt; er besitzt sogar eine eigene Wandung, eine dünne Schicht einer Substanz, die ein Abscheidungsprodukt zu sein scheint. In jeder Zelle findet sich eine Anzahl von Zweigen, die radiär angeordnet sind. Jeder Zweig verästelt sich wieder und endigt in der granulären Rindenschicht, welche ungefähr dieselbe Dicke aufweist, wie bei Cl. marginata.

Es lässt sich auf Schnittpräparaten sehr schwer nachweisen, wie der Hauptkanal der drüsigen Zellen mit dem Hohlraum der Kapsel in Zusammenhang steht. Am leichtesten kann man sich an frischem Material von der Existenz dieser Kommunikation überzeugen. Wenn man eine ganz kleine Clepsine einer beliebigen Art ein wenig komprimirt und von der Bauchseite aus betrachtet, so findet man in jedem Segment zwei Kanäle, welche quer oder schräg einander beinahe parallel verlaufen. Der eine, welcher an der Bauchseite sich öffnet, ist der Ausführungsgang. Der andere ist der Hauptkanal der drüsigen Zellen; man beobachtet an ihm sofort die regelmäßig angeordneten Seitenverästelungen. Wenn man nun diesen Kanal nach der Medianlinie des Thieres zu verfolgt, so lässt sich feststellen, dass derselbe in einen aus einem Netz von Kanälen gebildeten Raum mündet; der letztere stellt nichts Anderes als die Kapsel dar. Am deutlichsten konnte ich diese Kommunikation bei jungen Exemplaren von Cl. tessellata beobachten; man kann jedoch dieselbe auch auf Schnitten konstatiren, wenn man Schnittserien der betreffenden Region sorgfältig durchmustert und die an frischen Objekten gewonnenen Resultate mit in Betracht zieht. In Fig. 47 sieht man bei x die Mündungsstelle des Hauptkanals in die Kapsel, und in Fig. 57 ist dasselbe von Cl. tessellata dargestellt. In beiden Fällen sitzt die vorderste drüsige Zelle den peripherischen Zellen der Kapsel direkt an. Aus der ersten Figur ersieht man, dass auch die zweite Zelle gelegentlich dieselbe Lage einnimmt, wie man dies übrigens auf Schnitten oft wahrnimmt. Bei Cl. complanata scheint außer dem Hauptkanal noch eine Anzahl von Seitenzweigen in die Kapselräume einzumünden; bei Cl. tessellata dagegen ist es stets nur der Hauptkanal, welcher in die Kapsel eintritt.

An der Stelle, wo der Hauptkanal mit dem Hohlraum der Kapsel kommunicirt, findet man häufig eine durchbohrte Zelle, welche mit den übrigen peripherischen Zellen der Kapsel die Wand der letzteren bildet. Dieser Umstand macht es sehr wahrscheinlich, dass der Hauptkanal, welcher selbst intracellulärer Natur ist, durch den intracellulären Hohlraum einer peripherischen Zelle in das Innere der Kapsel gelangt. Manchmal habe ich auf Präparaten von Cl. tessellata beobachtet, dass diese durchbohrte peripherische Zelle aus der Reihe der übrigen heraustritt und nach der drüsigen Zelle zu hervorragt.

Marginaler Knäuel. Wenn man den Hauptkanal der drüsigen Zellen nach dem Rande des Thieres zu verfolgt, so gelangt man an einen labyrinthischen Knäuel von Kanälen. Die Wandungen der zahlreichen Kanäle sind nicht alle mit einander verwachsen, sondern nur solche Kanäle, welche dicht neben einander liegen, haben gemeinsame Wände. So findet man hier auf Schnitten unverwachsene Kanäle neben solchen, die zu zwei oder zu drei zusammenhängen. Die ersteren sind die Fortsetzungen des Ausführungsganges. Neben einfachen Kanälen finden sich auch verästelte; diese stellen die Lumina der marginalen drüsigen Zellen dar. Fig. 45 soll den Querschnitt dreier verwachsener Kanäle aus dem marginalen Knäuel einer Cl. complanata veranschaulichen. Fig. 35 stellt ähnliche Verhältnisse von Cl. marginata dar; hier ist die Zahl der Kanäle aber nur zwei, deren einer die Fortsetzung des Hauptkanals der drüsigen Zellenreihe ist. Eine Verwachsung von mehr als drei Kanälen scheint nicht vorzukommen. Die Kanäle, deren Wände verschmolzen sind, können in ihrer Größe und in der Beschaffenheit ihrer Wandungen beträchtliche Unterschiede aufweisen, denn sie können ganz verschiedenen Abschnitten des Nephridialkanals zugehören.

Vordere Abtheilung. Wie man schon aus Fig. 34 sehen kann, kommt die vordere Abtheilung des Nephridiums durch die Verwachsung dreier Kanäle zu Stande. Der eine, welcher das weiteste Lumen aufweist, setzt sich durch den Knäuel hindurch in den Ausführungsgang fort. Der zweite hat wie der erstere keine seitlichen Zweige und gehört zum mittleren Theil des Nephridialkanals. Der dritte ist im Gegensatz zu den ersten beiden mit einer Anzahl von verästelten Zweigen versehen; er ist die direkte Fortsetzung der drüsigen Zellen. Die vordere Abtheilung umfasst also drei Theile des Nephridialkanals aus drei verschiedenen Regionen. Fig. 58 bringt einen Querschnitt durch die vordere Abtheilung von Cl. complanata zur Darstellung, Fig. 60 einen solchen von Cl. tessellata. Die Verwachsung der Wandungen ist hier so vollkommen, dass ein solcher Schnitt auf den ersten Blick das Ansehen hat, als ob drei Kanäle eine und dieselbe Zelle durchbohrten. Bei genauerer Untersuchung jedoch findet man zwischen den Wandungen verschiedener Kanäle stets eine Grenze, welche dadurch deutlich hervortritt, dass an ihr das Protoplasma dieselbe granulirte Struktur aufweist, wie am freien Rand des Schnittes. Die Wandungen der einzelnen Kanäle enthalten ihre eigenen Kerne. Der verästelte Kanal bildet die Hauptmasse der Abteilung und umschließt mehr oder minder vollständig die anderen zwei Kanäle; seine Wandung ist am dicksten und enthält Kerne, die viel größer sind als diejenigen der übrigen Kanäle. Während diese drei Kanäle zwischen sich Grenzen erkennen lassen, weisen die auf einander folgenden Zellen eines jeden Kanals keine gegenseitige Begrenzung auf. Sie sind vollständig verschmolzen; die Kerne finden sich ungefähr in gleicher Entfernung in einer kontinuirlichen Protoplasmamasse. Fig. 48 stellt einen Längsschnitt der vorderen Abtheilung von Cl. marginata dar und soll die eben erwähnten Verhältnisse verdeutlichen.

Die vordere Abteilung des Nephridiums zeigt bei verschiedenen Species nur in so fern einen Unterschied, als die Kanäle verschiedene Durchmesser aufweisen. Bei Cl. tessellata sind alle Kanäle bedeutend weiter als die entsprechenden bei den übrigen Arten. Cl. marginata nimmt in dieser Beziehung wieder eine Zwischenstellung zwischen Cl. tessellata und den anderen Species ein. Bei diesen letzteren ist der dritte verästelte Kanal sehr dünn, und seine Verästelungsart ist auf Schnitten viel schwieriger festzustellen als bei den zwei oben genannten.

Mediane Abtheilung. Von den drei Kanälen, welche die vordere Abtheilung zusammensetzen, gehen nur zwei in die Bildung einer Schlinge, der medianen Abtheilung des Nephridiums, ein, während der dritte Kanal direkt nach der hinteren Abtheilung verläuft. Der eine derselben ist die Fortsetzung des verästelten Kanals der vorderen Abtheilung und sendet eine Strecke weit, gewöhnlich bis zur medianen Biegungsstelle desselben, seitliche Zweige aus. Dann hört er auf solche Äste abzugeben und wird ein einfacher Kanal; der Übergang vom verästelten in den einfachen Kanal findet sich also gewöhnlich in der vorderen Hälfte der medianen Abtheilung des Nephridiums. Der andere Kanal ist eine Fortsetzung des dünneren der einfachen Kanäle der vorderen Abtheilung. Die Unterschiede beider Kanäle verlieren sich bei ihrem Verlauf durch die mediane Abtheilung immer mehr und mehr, so dass an ihrer Eintrittsstelle in die hintere Abtheilung keine Unterschiede zwischen ihnen zu erkennen sind. Fig. 49, 50 und 51 stellen Querschnitte aus drei verschiedenen Regionen der medianen Abtheilung dar. Die zwei Kanäle sind gewöhnlich vollkommen verwachsen, so dass die Grenzlinie manchmal ganz undeutlich wird. Sie können jedoch an einigen Stellen auch ganz getrennt sein, wie ich es in Fig. 50 gezeichnet habe. Die Wandung ist überall ziemlich dünn und enthält hier und da einen Kern. Die Kanäle winden sich mehrmals um einander und gehen schließlich in zwei Kanäle der hinteren Abtheilung über.

Hintere Abtheilung. Die hintere Abtheilung des Nephridiums besteht wie die vordere aus drei Kanälen. Die letzteren sind aber von einander nicht so verschieden als in der vorderen Abtheilung; sie weisen alle fast genau dieselben Eigenschaften auf, indem sie alle einfache Kanäle von annähernd gleicher Weite sind. Der eine von den Kanälen, welcher direkt aus der vorderen Abtheilung eintritt, ohne die mediane Abtheilung zu durchsetzen, zeigt gewöhnlich einen größeren Durchmesser als die anderen beiden. Da keiner von den Kanälen eine Verzweigung aufweist, und die Wandungen von allen drei Kanälen gleich dünn sind, so hat die hintere Abtheilung einen bedeutend geringeren Querschnitt als die vordere. Die Wände sind vollkommen verwachsen; sie zeigen jedoch eine schwache Begrenzung zwischen sich und enthalten eigene kleine Kerne, so dass es nicht zu bezweifeln ist, dass man es hier nicht mit einer Zellenreihe, sondern mit deren drei zu thun hat. Die einzelnen Zellen sind oft schlauchartig in die Länge gestreckt, so dass die Kerne ziemlich weit von einander zu liegen kommen. Fig. 44 stellt einen Theil dieser Abtheilung bei Cl. heteroclita dar. Aus derselben kann man ersehen, wie leicht ein solches Gebilde bei oberflächlicher Betrachtung der Schnitte als eine von drei Kanälen durchsetzte Zellenreihe betrachtet werden kann.

Bei dem Übergang von der vorderen Abtheilung in die hintere bildet einer von den Kanälen eine Brücke zwischen den beiden Abtheilungen. Wenn man einen Schnitt durch dieses Verbindungsstück betrachtet (Fig. 56), so sieht man, dass sich hier nur eine Zelle mit einem Kanal findet. Diese Zelle geht nach beiden Seiten allmählich in die vordere und hintere Abtheilung ohne besondere Abgrenzung über und stellt demgemäß nur eine der hinter einander liegenden vollständig verschmolzenen Zellen dar, die der betreffende Kanal durchbohrt.

Ausführungsgang. Dieser Abschnitt des Nephridiums besteht aus einer einfachen Reihe von schlauchförmigen Zellen, welche sich zwischen dem Knäuel und der Einstülpung der äußeren Haut hinziehen. Er macht gewöhnlich eine Anzahl von Schlangenwindungen, aber im Ganzen verläuft er parallel der Reihe der drüsigen Zellen. Am besten beobachtet man den Kontour und den Verlauf des Kanals an frischem Material. An einer oder zwei Stellen besitzt der Kanal sehr häufig einen kurzen Zweig, welcher bald blind endigt. Eine solche Verzweigung findet sich regelmäßig in unmittelbarer Nähe der äußeren Öffnung, und die andere liegt ungefähr im Mittelpunkt der marginalen Hälfte des Ausführungsganges. Abgesehen von diesen Zweigen zeigt der Kanal keine Besonderheiten; die Wandungszellen haben die Gestalt kurzer Schläuche und enthalten einen Kern. Die Grenze zwischen den benachbarten Zellen ist vollständig verschwunden. Bei Cl. tessellata findet sich eine dünne Schicht von Substanz an der inneren Fläche der Zellen; dieselbe scheint ein cuticulares Abscheidungsprodukt der letzteren zu sein.

Die letzte Zelle des Ausführungsganges, durch welche der Kanal in die Einstülpung der Haut einmündet, unterscheidet sich in so fern von den übrigen Zellen, als sie in einen langen kegelförmigen Aufsatz ausgezogen ist. Fig. 41, 61 und 62 stellen diese Zelle von Cl. bioculata, Cl. marginata und Cl. tessellata dar. Einer der oben erwähnten blinden Äste des Ausführungsganges findet sich in dieser Zelle (Fig. 61). In dem verlängerten Theil dieser Zelle weist der Kanal nicht mehr den glatten Kontour auf, den er in seinem ganzen Verlauf zeigt, sondern einen fein geringelten. Bei Cl. tessellata habe ich dies nicht beobachtet.

Hauteinstülpung. Der Nephridialkanal mündet nirgends direkt nach außen. Es findet sich stets eine sackförmige Einstülpung der Haut am distalen Ende des Nephridiums, welche das Endstück der letzten Zelle des Ausführungsganges aufnimmt. Diese Einstülpung ist aber gewöhnlich von ganz geringer Größe, wie man aus den Fig. 41 und 61 ersieht, und ihre Wandung besteht aus kleinen Epithelzellen, die große Ähnlichkeit mit denen des Hautepithels haben. Die innere Fläche ist von einer sehr dünnen Cuticularschicht ausgekleidet. An der äußeren Seite der Epithelzellen ist nie eine Muskelschicht zu beobachten, die ersteren sind nur direkt vom Bindegewebe umhüllt. Der Lage nach kann man diese Einstülpungen mit den Endblasen bei Hirudo oder Nephelis vergleichen; in ihrer Leistung aber stehen sie denselben bedeutend nach. Aus diesen Thatsachen ergiebt sich, dass das Gebilde nur eine einfache Einstülpung des äußeren Epithels ist und kaum den Namen eines Organs verdient. Wie die letzte Zelle des Ausführungsganges in dieselbe einmündet, zeigen die drei oben erwähnten Figuren (Fig. 41, 61 und 62) zur Genüge.

Zusammenfassung. Durch die Vergleichung der Ergebnisse, die man bei den Untersuchungen der frischen Thiere und der Schnittpräparate gewinnt, kommt man zu folgendem Schluss: derjenige Theil des Nephridiums, welcher sich zwischen der Kapsel und der Hauteinstülpung findet, besteht aus einer einfachen Reihe von Zellen, welche von einem Kanal durchbohrt sind. Der letztere weist in seiner proximalen Abtheilung eine Anzahl von verästelten Zweigen auf; sein Lumen erweitert sich allmählich nach der äußeren Öffnung zu. Die Zellen weisen ein drüsiges Ansehen auf, so lange der Kanal verästelt ist, nehmen aber an den übrigen Stellen die Gestalt von Schläuchen an. Die Grenze zwischen den auf einander folgenden Zellen ist größtentheils vollkommen verschwunden. Diese Zellenreihe ist in einer bestimmten Weise gewunden, wobei die Wände der benachbarten Kanäle verwachsen. Nur der proximale und der distale Abschnitt bleiben als drüsige Zellenreihe und als Ausführungsgang unverschmolzen.

Rückblick auf die früheren Angaben.

Wie ich am Anfang dieses Kapitels erwähnt habe, rührt die erste eingehende Beschreibung von Whitman (1878) her. Den Verlauf der Kanäle hat er ganz richtig beobachtet, nur hat er die äußere Öffnung dem folgenden Segment zugerechnet, welche nach meinen Untersuchungen demselben Segmente zugehört wie der Anfangstheil des Nephridiums. Die feinen Verästelungen scheint er damals nicht erkannt zu haben. Da er das Organ nur an frischem Material untersuchte, so konnte er die intracelluläre Natur des ganzen Kanals nicht feststellen; er erwähnte nur, dass die letzte Zelle durchbohrt sei. Den übrigen Theil des Ausführungsganges ließ er an einer Seite der Zellenreihe verlaufen, ohne dass eine Durchsetzung derselben stattfinden sollte. In einer seiner neueren Arbeiten (1892) zeichnet derselbe Forscher den Trichter und die äußere Öffnung desselben Nephridienpaares im ersten Ringe des Segmentes. Dies korrigirt seine frühere Angabe und stimmt mit meiner Beobachtung vollkommen überein.

So weit es den Trichter und die Kapsel anlangt, sind die Angaben von Hoffmann (1880) richtig. Die Kapsel bezeichnete er als einen aus einer zarten bindegewebigen Membran bestehenden Sack, welcher mit Zellen gefüllt ist. Nach meiner Untersuchung stimmen die Zellen, welche die Membran bilden, mit denen, welche die zellige Inhaltsmasse ausmachen, vollkommen überein. Dass die Reihe der drüsigen Zellen der Kapsel direkt anliegt, hat er ganz übersehen, und desshalb konnte er den Zusammenhang zwischen dem Trichter mit der Kapsel und den übrigen Theilen des Nephridiums nicht finden. Nach ihm löst sich der Nephridialkanal nach einem Ende in feinere Zweige auf, welche allmählich in die Röhrenwandung endigen sollen. Die allgemeine Gestalt des Organs, der Verlauf des Kanals und die Öffnung desselben nach außen blieben ihm ganz unklar.

Nach seiner Abbildung zu urtheilen, hat Lang (1882) die Lagenverhältnisse des verästelten Kanals nicht richtig beobachtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach sah er einen von den dicken einfachen Kanälen in der vorderen Abtheilung des Nephridiums mit darauf liegenden feinen Zweigen des verästelten Kanals; ich habe selbst manche Stellen auf Schnittpräparaten getroffen, wo diese feinen Zweige auf den ersten Blick in den dicken Kanal direkt einzumünden schienen. Dann erklärt sich auch seine Angabe, dass verhältnismäßig wenige Verzweigungsstellen zu finden seien. In Wirklichkeit sendet der verästelte Kanal in jeder Zelle vier oder fünf Äste aus, die aber mit den anderen einfachen Kanälen nirgends in Zusammenhang stehen.

Die Angaben von Schultze (1883) über die Nephridien von Clepsine stimmen im Wesentlichen mit meinen Resultaten überein. Er übersah beide Endorgane; er konnte nämlich den Wimpertrichter und die Kapsel am proximalen und die Hauteinstülpung am distalen Ende nicht konstatiren. Seine Figuren vom Nephridium bei Cl. complanata und Cl. bioculata stellen also das Organ ohne die Endstücke dar; da er herauspräparirte Nephridien untersuchte, in welchen der verästelte Kanal sehr schwer zu beobachten ist, so war er nicht im Stande den Verlauf des Kanals vollständig zu verfolgen. Die Verhältnisse zwischen den feineren Verästelungen und dem Hauptkanal ließ er demgemäß unbestimmt. Die übrigen unverästelten Theile des Kanals sind vollkommen richtig abgebildet, und die punktirte Linie, womit er den vermuthlichen weiteren Verlauf des Kanals nach innen andeutete, stimmt genau mit der wirklichen Lage desselben überein.

Vejdovský (1883) übersah den Wimpertrichter und die darauf folgende Kapsel auch gänzlich. Unter anderen Hirudineen untersuchte er drei Arten von Clepsine; bei denselben Species aber konnte ich die erwähnten Gebilde, bei erwachsenen Thieren sowohl wie bei jüngeren, immer sehr deutlich beobachten. Seine Figuren des ganzen Organs weichen in vielen Beziehungen von denen Schultze's ab. Die eigenthümlichen, stets konstanten Windungen des Nephridialkanals, welche der letzte Forscher richtig zeichnete, erkannte Vejdovský nicht. Er ließ den Kanal einfach in den drüsigen Zellen selbst den Ursprung nehmen, und nach einigen Schlängelungen in die Endblase sich öffnen. Die Figur, in welcher er den Übergang vom verästelten Kanal in den unverästelten abbildete, stimmt mit meinen Beobachtungen überein. Seine Angabe dagegen, dass die Endblase kontraktil und an der inneren Fläche mit starren, unbeweglichen Härchen ausgestattet sei, kann ich nicht bestätigen.

Die schematische Darstellung des Nephridiums von Clepsine, welche Bourne (1884) giebt, zeigt sehr deutlich den wirklichen Bau des Organs, der ja durch die Verwachsung der Kanalwandungen leicht verdeckt wird. Er hat zuerst festgestellt, dass diejenigen Theile des Nephridiums, in welchen Schultze zwei, resp. drei deutliche Kanäle gefunden hat, nicht aus einer einfachen Zellenreihe bestehen, sondern durch Verschmelzung je dreier Kanäle zu Stande kommen. Der Verlauf des Kanals in seiner Figur stimmt mit den Angaben von Schultze wie auch mit meinen Beobachtungen vollständig überein. An einigen Stellen zeichnete er einzelne Kanäle getrennt, welche gewöhnlich vollkommen verwachsene Wandungen haben; in der hinteren Abtheilung z. B. stellte er einen Kanal vollkommen getrennt von den zwei anderen dar, während diese drei Kanäle bei allen von mir untersuchten Arten eben so innig verschmolzen sind, wie in der vorderen Abtheilung. Was die Beschaffenheit des Inhalts der Kapsel anlangt, so kann ich seine Angabe, dass derselbe aus degenerirten Blutkörperchen und Epithelzellen bestehe, nicht bestätigen. Ich habe deutlich gesehen, dass die Zellen in der Kapsel eben so an der Bildung des Nephridiums Theil nehmen, wie die übrigen durchbohrten Zellen.

Merkwürdigerweise giebt Apathy (1888) an, dass die äußere Öffnung des Nephridiums bei allen Rhynchobdelliden »immer am Rücken« sich findet. Da ich aber in der Litteratur keine andere Angabe, die dies bestätigt, finden kann, und da ferner die Anwesenheit solcher Öffnungen an der Bauchseite sehr leicht nachzuweisen ist, so muss ich schließen, dass diese falsche Behauptung einem Druckfehler zuzuschreiben ist.

Die ganze Gestalt, welche Bolsius (1889, 1891) dem Nephridium zuschreibt, ist, wie schon Bourne (1893) mit Recht hervorhebt, vollkommen falsch. Er leugnet die Einfachheit des Nephridialkanals; er will statt eines, drei gleichwerthige und parallel mit einander verlaufende Kanäle, die alle eine und dieselbe Zellenreihe durchsetzen sollen, gesehen haben. Wie man aus seinen Abbildungen sowie aus dem Texte ersehen kann, stützte er seine Untersuchungen ausschließlich auf Schnittpräparate und wahrscheinlich auf nicht vollkommene Serien. Er beobachtete, dass die vordere und die hintere Abtheilung des Nephridiums von je drei Kanälen durchbohrt sind, erkannte jedoch nicht, dass diese drei Kanäle nur verschiedene Theile eines einzigen Kanals sind. Diese drei Kanäle sollten in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang zusammentreten, er fand aber selbstverständlich die Stelle nicht, wo dies geschieht. Er sagt, »nous n'avons trouvé jusqu' ici que la confluence de deux canaux . . . . . . l'union des trois canaux nous resta caché.« Die Verzweigung des Kanals in der letzten Zelle des Ausführungsganges, welche er zeichnet und als die Stelle des Zusammentrittes zweier Kanäle in Anspruch nimmt, ist nichts Anderes als das, was ich in Fig. 61 abgebildet habe. Der Kanal bildet hier einen kurzen Seitenzweig, welcher in derselben Zelle blind endigt, so dass man, wenn man das Bild in einigen Schnitten nach beiden Richtungen der Serie verfolgt, bald die Überzeugung gewinnen muss, dass der Zweig keineswegs einen zweiten Kanal darstellt. Übrigens kann man an frischem Material sehr deutlich sehen, dass der Kanal in der letzten Zelle häufig eine kurze blinde Verästelung aufweist. Die Angabe von Bolsius, dass jeder Kanal beim Übergang von einer Zelle in die andere eine selbständige Brücke zwischen den letzteren bilde, ist schon von Bourne diskutirt und angezweifelt worden; ich bin gleichfalls nicht in der Lage dieselbe zu bestätigen.

Durch die Mittheilung von Leuckart (1893) wurde nicht nur die Anwesenheit des Wimpertrichters und der Kapsel, welche beide von Bolsius gänzlich übersehen wurden, hervorgehoben, sondern auch die Natur der zelligen Inhaltsmasse der Kapsel klar gestellt. Dieselbe war bis dahin nur sehr unvollkommen untersucht worden; Hoffmann und Bourne sind, so viel ich weiß, die einzigen Forscher, welche sie beschrieben haben. Hoffmann beobachtete diese Zellen in frischem Zustande, was aber ihr eigentlicher Zweck sei, darüber hat er sich nicht ausgesprochen. Bourne nahm an, dass diese Zellen nichts Anderes seien als degenerirte Blutkörperchen oder Coelomepithelzellen, und er zog sie desshalb nicht weiter in seine Betrachtungen hinein. Nach den Angaben von Leuckart, welche ich schon früher bestätigt habe, sind die Zellen in der Kapsel eben so typische Nephridialzellen wie alle anderen. Sie sind durchbohrte Zellen, und die intracellulären Kanäle, welche sie durchsetzen, treten zu dem einfachen Hauptkanal des Nephridiums zusammen.

Wie man aus diesem Überblick über die früheren Angaben ersieht, verdanken wir unsere Kenntnis über das Nephridium von Clepsine hauptsächlich den Arbeiten von Whitman, Schultze, Bourne und Leuckart. Whitman stellte den allgemeinen Verlauf des Kanals klar und zeigte, dass das Nephridium ein gewundenes, mit einem Trichter nach innen endigendes Lumen besitzt. Die äußere Gestalt des ganzen Organs wurde von Schultze festgestellt, und damit der kontinuirliche Verlauf des Kanals verständlich gemacht. Die intracelluläre Natur des Kanals wurde auch von ihm nachgewiesen. Endlich erklärte Bourne, dass das Nephridium aus einer Zellenreihe mit einem dieselbe durchsetzenden Kanal besteht, und dass diese durchbohrte Zellenreihe durch bestimmte Windungen und Verwachsungen die eigenthümliche Gestalt des Organs bedingt. Die Anwesenheit einer Hauteinstülpung am distalen Ende des Nephridialkanals wurde von Vejdovský hervorgehoben und von Bolsius bestätigt. Von Leuckart wurden dann die Zellen in der Kapsel als ein integrirender Bestandtheil des Nephridiums erkannt. Während sich unsere Kenntnis in dieser Weise entwickelte, erschienen auch mehrere falsche Berichte über das Nephridium; solche habe ich in obigen Zeilen, gestützt auf die Resultate meiner eigenen Beobachtungen, so viel wie möglich zu berichtigen versucht.

Nachdem ich die Verhältnisse der Leibeshöhle, des Blutgefäßsystems und der Nephridien aus einander gesetzt habe, dürften vielleicht einige Bemerkungen über die Verwandtschaftsbeziehungen von Clepsine mit anderen Thieren am Platze sein. Die geringe Ausbildung der Leibeshöhle bei vielen Hirudineen, sowie ihre halbparasitische Lebensweise und die Anwesenheit von wohlentwickelten Saugnäpfen veranlassten die Annahme, dass die Hirudineen den Plathelminthen zugehören, und zwar ihre Stellung im System in der Nähe der Trematoden und Tricladen zu suchen sei. P. J. van Beneden war dieser Meinung; Leuckart äußerte dieselbe Ansicht in der ersten Auflage seines Parasitenwerkes. Karl Vogt deutete die Verwandtschaft der Hirudineen mit den Tricladen an. Lang verglich die Hirudineen mit Gunda segmentata und kam zu dem Schlusse, dass die ersteren mit Tricladen überhaupt, aber besonders mit der letztgenannten Art in direktem Zusammenhang stehen. Der segmentirte Bau des Hirudineenkörpers dagegen spricht für die Verwandtschaft dieser Thiere mit Anneliden. Cuvier, Leydig und de Quatrefages hoben dies hervor, und brachten die Hirudineen in die letzte Gruppe hinein. Auch Balfour betrachtet die Hirudineen als eine Thiergruppe, welche den Chätopoden ganz nahe steht. Vejdovský betont hauptsächlich die Übereinstimmung des Baues der Nephridien der Hirudineen mit dem der entsprechenden Organe der Oligochäten und behauptet, dass die Hirudineen als durch parasitische Lebensweise modificirte Oligochäten aufzufassen seien.

Was nun Clepsine anlangt, so muss ich mich, von den Ergebnissen meiner Untersuchungen ausgehend, entschieden der Ansicht Vejdovský's anschließen, dass sie nämlich den Oligochäten am nächsten steht. Betrachten wir zunächst die Segmentirung des Körpers, so ist sie zum mindesten im größten Theil desselben sehr deutlich. Außer von Saint-Loup, welcher Clepsine als ein unsegmentirtes Thier in Anspruch nahm und mit einem Segment von Hirudo vergleichen wollte, wurde sie von keinem Forscher verkannt. Die entwicklungsgeschichtliche Thatsache, dass mehrere Segmente, die in früheren Stadien deutlich getrennt sind, mit dem Wachsthum des Thieres allmählich verschmelzen, wie man es z. B. im hinteren Saugnapf beobachtet, spricht dafür, dass die undeutliche Segmentirung nur durch gewisse Ursachen sekundär zu Stande gekommen ist. Whitman und Apathy, welche die äußere Morphologie zum Gegenstand specieller Untersuchungen machten, kamen zu demselben Schluss, dass sich nämlich die Segmentirung nur im mittleren Körpertheile, der jedoch bei Weitem die Hauptmasse des Thieres ausmacht, normal entwickelt, nach beiden Enden zu aber mehr oder minder reducirt hat. Es ist daher viel wahrscheinlicher, dass die Hirudineen aus einer Thierform entstanden sind, welche regelmäßige und überall deutliche Segmentirung aufweist, als dass dieselben direkte Abkömmlinge von unsegmentirten oder höchst unvollkommen segmentirten Thieren, wie etwa Gunda segmentata, darstellten.

Die Anwesenheit der Leibeshöhle trennt Clepsine von parenchymatösen Würmern. Die Leibeshöhle ist freilich kein einheitlicher Raum, sondern durch Muskeln und Bindegewebe in verschiedene Theile gespalten, so dass sie manchmal nicht deutlich hervortritt und folglich von mehreren Forschern nicht als solche erkannt worden ist. LEUCKART, WHITMAN und BOURNE waren fest überzeugt, dass die Lakunen die Leibeshöhle darstellen, und ich glaube auch nachgewiesen zu haben, dass sie nicht anders aufgefasst werden kann. Da die Gestalt und die Anordnung der Organe sowie die Ausdehnung der Hohlräume natürlich mit der Körperform wechseln, und die letztere wieder ihrerseits von der Lebensweise bedingt wird, so kann die Auflösung der Leibeshöhle in mehrere Lakunen kein Hindernis für die Cölomnatur derselben darbieten. Wenn man zwei Thiere vergleicht, welche verschiedene Lebensweise führen, muss man die sekundären Veränderungen, die direkt durch die Lebensweise bedingt werden, nicht so hoch anschlagen; man muss vielmehr die wirkliche Natur der Organe und Hohlräume zum Ausgangspunkt einer Vergleichung machen. Die Übereinstimmung in der Anordnung der Muskelfasern, welche bei Hirudineen und Trematoden oder Tricladen zu beobachten ist, und oft als ein Beweis für die nahe Verwandtschaft der beiden Thiergruppen hervorgehoben wurde, scheint mir gerade eine solche sekundäre Erscheinung zu sein. Das Vorhandensein der Leibeshöhle bei Clepsine dagegen kann nicht durch die Lebensweise bedingt worden sein, und ist ein sicherer Beweis der Zugehörigkeit der Clepsinen zu den cölomaten Würmern.

Clepsine besitzt ein geschlossenes Blutgefäßsystem. Dasselbe zeigt aber keine augenfällige Segmentirung. Das Rückengefäß setzt sich aus einer Reihe von 15 Kammern zusammen, welche ursprünglich je einem Segment zugehört zu haben scheinen. Wenn man die Segmentirung des Körpers in Betracht zieht, welche auch durch die Septa der Leibeshöhle zum Ausdruck kommt, so liegt der Schluss nahe, dass das Blutgefäßsystem von Clepsine aus einem regelmäßig segmental angeordneten Blutgefäß eines Anneliden herzuleiten ist. Da bei Clepsine die einzelnen Segmente in viel höherem Grade specialisirt sind, als bei anderen Anneliden, z. B. den Oligochäten, so ist es auch kein Wunder, wenn das Blutgefäßsystem durch sekundäre Modifikationen die segmentale Gliederung bis zu einem gewissen Grade verloren hat.

Die Nephridien der Hirudineen wurden schon von VEJDOVSKÝ als ein Maßstab für die systematische Stellung dieser Thiere in Anspruch genommen. Er betonte die Ähnlichkeit der Nephridien der Hirudineen mit denen der Oligochäten, und gab an, dass sich der ganze Körper der ersteren von dem der letzteren ableiten lässt. Da er die Anwesenheit der Wimpertrichter nicht erkannte, versuchte er zu erklären, dass die Abwesenheit solcher Organe durch Degeneration verursacht sei. Dabei zog er Chaetogaster als Beispiel heran, ein Thier, welches theils frei, theils parasitisch lebt und mit Nephridien ausgestattet ist, deren Trichter niemals zu vollständiger Entwicklung gelangen. In Wirklichkeit aber existiren ziemlich stark entwickelte Trichter, welche bei Clepsine in die Leibeshöhle münden, so dass die Ähnlichkeit zwischen den Nephridien von Clepsine und denen der Oligochäten bei Weitem auffallender ist, als der böhmische Forscher auf Grund seiner Untersuchungen angenommen hat. Die Windung des Nephridialkanals von Clepsine stimmt noch dazu im Großen und Ganzen mit der desselben Kanals von Lumbricus überein. Es ist ja immerhin noch ein ansehnlicher Unterschied vorhanden zwischen den Organen bei Clepsine und den Oligochäten, aber im Allgemeinen sind sie so auffallend ähnlich, dass man diese Übereinstimmung kaum als eine zufällige auffassen kann.

Die Ähnlichkeit eines Organs allein bei zwei Thieren ist natürlich keineswegs ein Beweis für eine nähere Verwandtschaft zwischen denselben. Wir haben oben gesehen, wie die Nephridien von Clepsine denen der Oligochäten ähnlich sind, aber dies allein würde von keinem Werth bei der Festlegung der systematischen Stellung von Clepsine sein, wenn die übrigen Organe bei beiden Thierformen in ihren wichtigsten Eigenschaften nicht übereinstimmten. Vergleichen wir nun diese Thiere mit einander, so finden wir, dass sie in folgenden Punkten einander sehr nahe stehen: 1) sie sind beide segmentirte Thiere mit einer Leibeshöhle, welche durch die Septa mehr oder minder deutlich in so viele Kammern eingetheilt ist, als Segmente vorhanden sind; 2) bei beiden Thieren existirt außer der Leibeshöhle ein geschlossenes Blutgefäßsystem; 3) beide besitzen in der Leibeshöhle in jedem Segmente ein Paar Nephridien, welche sich nach innen durch je einen Wimpertrichter in die genannte Höhle öffnen, an beiden Seiten des Darmkanals sich hinziehen und durch segmental gelagerte paarige Öffnungen nach außen münden. Diese drei Punkte sind aber außerordentlich wichtige, da sie wohl durch verschiedene Lebensweise in ihren Einzelheiten modificirt werden können, die aber auch durch beträchtliche Veränderungen in der Lebensweise kaum in ihrer Existenz gefährdet erscheinen. Überdies scheinen mehrere von den Unterschieden zwischen

Clepsine und Oligochäten in direktem Zusammenhang mit der verschiedenen Lebensweise zu stehen. Die Entstehung der Saugnäpfe und des Rüssels und die Abplattung des Körpers sind wahrscheinlich durch Anpassungen an die Art des Nahrungserwerbs verursacht worden. Dass derartige Veränderungen einen großen Einfluss auf andere Organe ausüben müssen, das kann man sich leicht vorstellen. Die abgeplattete Körperform bedingt das Zustandekommen der dorsoventralen Muskeln, welche die Leibeshöhle bis zu einem gewissen Grade spalten und verdrängen werden. Der Rüssel verhindert die vollständige Entwicklung der Septa, so weit er seinen Platz in der Leibeshöhle einnimmt. Die Saugnäpfe veranlassen die Degeneration und das Verschwinden der lokomotorischen Organe, z. B. Borsten, wenn solche überhaupt vorhanden sind. Kurz, je eingehender wir Clepsine mit den Oligochäten vergleichen und dabei den Einfluss der verschiedenen Lebensweise auf die Organisation in Betracht ziehen, um so größer erscheint die Ähnlichkeit und um so geringer der Unterschied.

Aus den oben angegebenen Gründen fasse ich Clepsine als eine Thierform auf, welche den Oligochäten am nächsten steht. Sie stellt dasjenige Glied der Hirudineen dar, welches den Oligochäten am meisten ähnelt, wie Branchiobdella ein hirudineenähnliches Oligochät ist. Diese Thiere stellen so zu sagen die Verbindungskette zwischen den echten Oligochäten einerseits und den Gnathobdelliden andererseits dar, welch letztere durch weitere Veränderungen sich mehr und mehr von den typischen Oligochäten entfernt haben.

Nachträgliche Bemerkung.

Die fünfte Lieferung von Leuckart's gänzlich umgearbeitetem Werke über die Parasiten des Menschen (1894) erschien zu spät, als dass ich dieselbe hätte berücksichtigen können. Ich bedaure dasselbe um so mehr, als darin, wenn auch von anderen Gesichtspunkten, die hier von mir behandelten Organisationsverhältnisse gleichfalls zum Gegenstand der Darstellung gemacht sind, freue mich aber, darin im Großen und Ganzen und vielfach sogar im Einzelnen, die Bestätigung meiner Angabe gefunden zu haben.

Leipzig, im Februar 1894.

Litteraturverzeichnis.

1827. A. Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinées.

1839. Filippi, Lettera al S. dott. Rusconi, sopra l'anatomia e lo sviluppo delle Clepsine. Pavia.

1844. Grube, Untersuchungen über die Entwicklung der Clepsine. Königsberg.

1844. Grube, Untersuchungen über die Entwicklung der Anneliden. Königsberg.

1849. J. Budge, Clepsine bioculata Savigny. Verhandl. des naturhist. Vereins der preuß. Rheinlande.

1849. Fr. Leydig, Cirkulations- und Respirationssystem von Nephelis und Clepsine. Berichte d. k. zootom. Anst. zu Würzburg.

1849. Fr. Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. I.

1851. A. Grube, Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Berlin.

1863. R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. 1. Aufl. Bd. I.

1868. A. Bidder, Untersuchungen über das Gefäßsystem einiger Hirudineen.

1878. C. O. Whitman, The Embryology of Clepsine. Quart. Journ. of micr. science. XVIII.

1880. Hoffmann, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Natuurkundige Verhandelingen d. hollandsche Maatschappij d. Wetenschappen. IV.

1882. A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. III.

1883. O. Schultze, Beiträge zur Anatomie des Exkretionsapparates (Schleifenkanäle der Hirudineen). Archiv für mikr. Anat. XXII.

1884. R. Saint-Loup, Recherches sur l'organisation des Hirudinées. Ann. de sc. natur. 6e sér. Zool. XVIII.

1884. A. G. Bourne, Contributions to the Anatomy of the Hirudinea. Quart. Journ. of micr. sc. XXIV.

1885. C. O. Whitman, The external morphology of the Leech. Proc. of the American Acad. of arts and sciences. N. S. XII.

1886. M. Jaquet, Recherches sur le système vasculaire des Annelides. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. VI.

1886. J. Nusbaum, Recherches sur l'organogénèse des Hirudinées (Clepsine complanata). Arch. slave de biologie.

1888. L. Örley, Fauna Hirudineorum Hungariae. Budapest. (Ungarisch.)

1888. St. Apathy, Süßwasserhirudineen. Zool. Jahrb. III.

1888. A. G. Bourne, The vascular system of the Hirudinea. Zool. Anz. XI.

1883. Fr. Vejdovský, Excrečni soustava Hirudineí. Zprávy o zasedání kral. české společn. nauk.

1889. H. Bolsius, Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. La Cellule. V.

1891. H. Bolsius, Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. La Cellule. VII.

1892. C. O. Whitman, The metamerism of Clepsine. Festschr. für Leuckart.
1892. R. Blanchard, Description de la Glossiphonia tessellata etc. Mém. de la société zool. de France.
1893. R. Leuckart, Über den Infundibularapparat der Hirudineen. Ber. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss.
1893. A. G. Bourne, The Nephridia of the Leeches (Review). Quart. Journ. of micr. science. XXXIV.
1864. Kupffer, Die blutbereitenden Organe bei Piscicola. Diese Zeitschr. XIV.
1894. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. Bd. I, 5. Lieferung.

Erklärung der Abbildungen.

Die folgenden Buchstaben bezeichnen überall gleiche Theile in den Figuren und zwar bedeutet:

caps, Nephridialkapsel;
cphg, cephalisches Gefäß;
d, Darm;
dc, dorsale Kommunikationslakune;
dg, Dorsalgefäß;
dl, Dorsallakune;
dr, drüsige Zellen des Nephridiums;
hc, hypodermale Kommunikationslakune;
hl, Hypodermallakune;
il, Lakune um den Darm;
m, Magen;
mh, Mundhöhle;
ml, Medianlakune;
mlr, Rest der Medianlakune;
n, Nerven;
nph, Nephridialzellen;
nphg, Nephridialgang;
ov, Ovarien;
phg, Pharyngealgefäß;
pig, periintestinale Säcke des Dorsalgefäßes;
r, Rüssel;
rl, Ringlakune;
spt, Septum;
sc, seitliche Kommunikationslakune;
sl, Seitenlakune;
tes, Hoden;
tr, Wimpertrichter des Nephridiums;
vas, Samenleiter;
vc, ventrale Kommunikationslakune;
vg, Ventralgefäß;
vl, Ventrallakune;
zl, Zwischenlakune.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch den vorderen Theil einer jungen Cl. tessellata 45 ×.

Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Theil einer jungen Cl. tessellata. 45 ×.

Fig. 3. Querschnitt durch den hinteren Theil einer jungen Cl. tessellata. 45 ×.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den vorderen Theil einer Cl. complanata. 30 ×.

Fig. 5. Querschnitt durch den vorderen Theil einer Cl. complanata, wo keine Zwischenlakune vorhanden ist. 45 ×.

Fig. 6. Theil eines Horizontalschnittes von Cl. complanata. Derselbe ist durch die dorsale Kommunikationslakune geführt. 45 ×.

Fig. 7. Theil eines Horizontalschnittes von Cl. complanata. Derselbe ist durch die ventrale Kommunikationslakune geführt. 45 ×.

Fig. 8. Diese Figur ist von drei Querschnitten aus dem vorderen Körpertheil zusammengesetzt, um die drei Kommunikationslakunen zu zeigen. 45 ×.

Fig. 9. Seitlicher Sagittalschnitt durch den Kopf einer jungen Cl. complanata. 100 ×.

Fig. 10. Schematische Darstellung des Lakunensystems im vorderen Körpertheil von Cl. complanata.

Fig. 11. Querschnitt durch den mittleren Theil einer Cl. complanata, in der Ebene einer Magenaussackung. *α*, *β*, *γ* sind die seitlichen Schlingen der Blutgefäße. 25 ×.

Fig. 12. Querschnitt durch den mittleren Theil einer Cl. complanata, wo der Magen keine Aussackung aufweist. *β*, *γ* wie in Fig. 11. 25 ×.

Fig. 13. Schematische Darstellung des Lakunensystems im mittleren Körpertheil von Cl. complanata.

Fig. 14. Querschnitt durch die Darmregion einer Cl. complanata. 45 ×.

Fig. 15. Querschnitt durch die Darmregion einer Cl. complanata. 45 ×.

Tafel V.

Fig. 16. Horizontalschnitt durch den hinteren Körpertheil einer Cl. complanata. 45 ×.

Fig. 17. Schematische Darstellung des Lakunensystems im hinteren Theil von Cl. complanata.

Fig. 18. Seitlicher Sagittalschnitt durch die Darmregion einer Cl. marginata. 100 ×.

Fig. 19. Theil eines Horizontalschnittes von Cl. papillosa. 100 ×.

Fig. 20. Theil eines Horizontalschnittes von Cl. complanata. 100 ×.

Fig. 21. Theil eines Horizontalschnittes von Cl. complanata. 100 ×.

Fig. 22. Theil eines Querschnittes einer jungen Cl. tessellata. *bg*, Bindegewebe; *ep*, Epithelzellen. 300 ×.

Fig. 23. Horizontalschnitt durch die Haut einer Cl. complanata. 25 ×.

Fig. 24. Schematische Darstellung des Blutgefäßsystems einer Cl. marginata. *α*, *β*, *γ*, die drei seitlichen Zweige des Dorsalgefäßes.

Fig. 25. Sagittalschnitt durch die Darmregion einer Cl. complanata. 100 ×.

Fig. 26. Freie Zellen in der Lakune von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 27. Freie Zellen in der Lakune von Cl. tessellata. 450 ×.

Fig. 28. Amöboide Zellen von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 29. Schnitt durch die Wand einer Kammer des Dorsalgefäßes mit einer Klappe. *dgw*, Wand des Dorsalgefäßes; *bg*, bindegewebige Hülle desselben; *kl*, Klappe.

Fig. 30—33. Querschnitte durch den vorderen Körpertheil einer Cl. complanata. *α*, *β*, *γ* wie in Fig. 24. 100 ×.

Tafel VI.

Fig. 34. Schematische Darstellung des Nephridiums. *α*, die vordere Abtheilung; *β*, die hintere Abtheilung; *γ*, die mediane Abtheilung; *bl*, Einstülpung der Haut.

Fig. 35. Schnitt durch Nephridialzellen aus dem marginalen Knäuel von Cl. marginata. 300 ×.

Fig. 36. Schnitt durch die Darmwandung mit dem Blutgefäß. *ep*, Darmepithel; *blg*, Blutgefäß; *blk*, Blutkörperchen.

Fig. 37. Horizontalschnitt durch den proximalen Theil des Nephridiums. 100 ×.

Fig. 38. Schematische Darstellung des Nephridiums in natürlicher Lage. α, β, γ wie in Fig. 34.

Fig. 39. Ein Trichter von Cl. complanata. 150 ×.

Fig. 40. Ein Trichter von Cl. tessellata. 100 ×.

Fig. 41. Die letzte Zelle des Ausführungsganges, mit der Hauteinstülpung *bl* (Cl. bioculata). 300 ×.

Fig. 42. Schnitt durch die centrale Partie der Kapsel von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 43. Schnitt durch die Kapsel von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 44. Hintere Abtheilung von Cl. heteroclita. 300 ×.

Fig. 45. Schnitt durch Nephridialzellen aus dem marginalen Knäuel von Cl. complanata. 300 ×.

Fig. 46. Drei drüsige Zellen von Cl. marginata. 300 ×.

Fig. 47. Drei vorderste drüsige Zellen von Cl. complanata. 300 ×.

Fig. 48. Schnitt durch die vordere Abtheilung von Cl. marginata. 300 ×.

Fig. 49—51. Querschnitte durch die Medianabtheilung des Nephridiums von Cl. complanata. 300 ×.

Fig. 52. Querschnitt durch eine drüsige Zelle von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 53. Querschnitt durch einen Lappen des Trichters von Cl. complanata. 450 ×.

Fig. 54. Drei drüsige Zellen von Cl. tessellata. 300 ×.

Fig. 55. Querschnitt durch den Ausführungsgang des Nephridiums von Cl. tessellata. 300 ×.

Fig. 56. Schnitt durch die Verbindungsbrücke zwischen der vorderen und der hinteren Abtheilung des Nephridiums von Cl. complanata. 300 ×.

Fig. 57. Kapsel und die erste drüsige Zelle von Cl. tessellata. 300 ×.

Fig. 58. Querschnitt durch die vordere Abtheilung des Nephridiums von Cl. complanata. x, y, z, die Lumina der drei Kanäle. 300 ×.

Fig. 59. Querschnitt durch die hintere Abtheilung des Nephridiums von Cl complanata. 300 ×.

Fig. 60. Querschnitt durch die vordere Abtheilung des Nephridiums von Cl. tessellata. 300 ×.

Fig. 61. Die letzte Zelle des nephridialen Ausführungsganges, mit der Hauteinstülpung. *zw*, kurze Verzweigung des Kanals. 300 ×.

Fig. 62. Die letzte Zelle des nephridialen Ausführungsganges mit der Hauteinstülpung von Cl. tessellata. 300 ×.

Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten.

Von

Oswald Seeliger (Berlin).

Mit Tafel VII—IX.

Eine vor etwa 1 $1/2$ Jahren veröffentlichte Untersuchung von Albert Lang[1] über die Knospung der Hydroidpolypen hat zu ganz neuen Ergebnissen geführt. Während man früher allgemein angenommen hatte, dass die Cölenteratenknospen durch Ausstülpungen beider Keimblätter entstehen, leitet Lang die gesammte Knospenanlage ausschließlich vom Ektoderm ab. Er beschreibt den Vorgang in folgender Weise: Auf einem frühen Stadium, welches von allen älteren Autoren übersehen worden sei, wanderten in der Knospungszone einzelne Ektodermzellen durch die theilweise aufgelöste Stützlamelle hindurch, um sich unter derselben wieder zu einer epithelialen Schicht anzuordnen. Die ursprünglich daselbst gelegenen Entodermelemente würden dadurch aus ihrem epithelialen Verbande herausgedrängt; sie geriethen in den Gastrovascularraum hinein und verfielen allmählicher Resorption. Es stamme also die Schicht, die in den jungen Knospen unter dem Ektoderm sich hervorwölbe, nicht von Entodermzellen, sondern von eingewanderten Elementen des äußeren Blattes ab.

Diese Befunde würden vielleicht weitere Anerkennung nicht so rasch gefunden haben, wenn nicht A. Weismann sie durch ein Vorwort eingeführt hätte und in seinem kurz darauf erschienenen Werke über das Keimplasma[2] für die Zuverlässigkeit der Lang'schen Beobachtungen eingestanden wäre. Mir selbst kamen sie im höchsten Maße überraschend, denn sie stimmten mit dem, was ich gelegentlich von dem Knospungsvorgang der Cölenteraten am lebenden Objekte wahrgenommen hatte, so gar nicht überein. Ich entschloss mich daher, die Frage einer eingehenden Nachuntersuchung zu unterziehen, obwohl ich mir bewusst war, dass es, wenn beide Keimblätter an der Knospenbildung theilnehmen, nicht leicht fallen würde, LANG's Angaben in einer dem Leser überzeugend erscheinenden Weise zu widerlegen. Denn da es sich dann um den Nachweis handeln musste, dass die innere Schicht der Knospenanlage nicht aus eingewanderten Ektodermzellen sich bildet, sondern aus solchen Elementen, die stets im Verbande des Entoderms gelegen waren, so könnte auch mir, wie den älteren Beobachtern, der Einwand gemacht werden, dass ich die ersten Stadien übersehen hätte. Da nun überdies durch KLEINENBERG[1] und WEISMANN[2] eine Einwanderung von Elementen des äußeren Blattes in das innere bei der Entwicklung der Geschlechtszellen sicher nachgewiesen worden war, so galt es, festzustellen, dass diese Zellen mit dem Auftreten der Knospen in keinem ursächlichen Zusammenhange stehen, sondern dass das Knospenentoderm aus der ursprünglichen inneren Schicht des Polypen ganz allmählich sich differenzirt. Fand die Einwanderung der jungen Geschlechtszellen auf einem histologisch noch indifferenten Stadium (auf welchem sie von den übrigen Körperzellen sich nicht unterscheiden lassen) auch in der Zone statt, in welcher die Knospen sich bilden, so musste die Widerlegung der LANG'schen Ansicht sehr erhebliche Schwierigkeiten bieten. Geschieht aber der Übertritt außerhalb der Knospungszone, und sind die wandernden Geschlechtszellen von den übrigen Zellen des Cönosarks deutlich zu unterscheiden, so konnte bei genügender Umsicht kaum eine Unsicherheit in der Deutung entstehen.

---

[1] A. Lang, Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. Mit einem Vorwort von A. Weismann. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.

[2] A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892. p. 204 ff.

In der vorliegenden Untersuchung beschränke ich mich auf zwei Formen, welche sich zur Erforschung der ersten Stadien der Knospung äußerst günstig erwiesen: *Eudendrium racemosum* und *Obelia gelatinosa*. Bei *Eudendrium* habe ich die Knospung eines Hydranthen am Hauptstiel und die Bildung eines Blastostyls am Nebenhydranthen, bei *Obelia* die Knospung einer Meduse am Blastostyl des Gonangiums beobachtet. In keinem Falle konnte ich LANG's Angaben bestätigen; überall betheiligen sich beide Keimblätter am Aufbau der Knospen.

Zu diesem Ergebnisse war ich bereits im Sommer des vorigen Jahres gelangt und habe dasselbe bei Gelegenheit der vorjährigen Versammlung der Zoologischen Gesellschaft in Göttingen mehreren Theilnehmern mitgetheilt. Ich habe dann im Juli die Untersuchung abgeschlossen, aber von einer Veröffentlichung aus äußeren Gründen vorläufig abgesehen. In diesen Tagen erschien nun eine Mittheilung von Braem[1], welche mit meinen Befunden in hohem Maße übereinstimmt. Ich werde dadurch veranlasst, die Publikation meiner Untersuchung nicht länger hinauszuschieben. Obwohl auch ich im Wesentlichen nur die alte Auffassung über die Knospung vortragen kann, glaube ich doch, es werde diese Schrift desshalb nicht überflüssig erscheinen, weil ich zum Theil andere Objekte untersucht habe als Braem und dann auch in der Art der Beweisführung etwas abweiche. Da unsere Ergebnisse vollständig unabhängig von einander erlangt worden sind, werden sie den Eindruck um so größerer Zuverlässigkeit machen müssen.

---

[1] N. KLEINENBERG, Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. 1881. (Zuerst mitgetheilt von GÖTTE, Zool. Anzeiger 1880.)

[2] A. WEISMANN, Beobachtungen an Hydroidpolypen. III. Die Entstehung der Eizellen in der Gattung Eudendrium. Zool. Anzeiger Nr. 77. 1881.

Ich habe ausschließlich konservirtes Material untersucht, welches ich vor einigen Jahren in Triest sammelte. Die Beobachtung des lebenden Thieres würde freilich Mancherlei, namentlich über die Zeitdauer der Entwicklungsvorgänge, hinzuzufügen gestattet haben; das Wesentliche der Ergebnisse würde aber unbeeinflusst geblieben sein. Zur Konservirung wurde ausschließlich Sublimat oder Sublimat-Essigsäure verwendet.

I. Die Knospenbildung bei Eudendrium racemosum.

1. Die Bildung eines Nebenhydranthen am Haupthydranthen.

Wie Weismann[2] ausgeführt hat, entstehen bei *Eudendrium* die Knospen am Hauptstiel subterminal-alternirend. Während der Haupthydranth stets an der höchsten Spitze steht, bildet sich unter seinem Halse eine Knospe, die zu einem Seitenhydranthen auswächst. Die folgende Knospe entsteht später über der alten, wieder unter dem Halse des inzwischen verlängerten Stieles, jedoch an der entgegengesetzten Seite der älteren Knospe. Die dritte Knospe tritt wiederum an der Seite auf, an welcher die erste entstand, liegt aber höher als die zweite. Die Divergenz, um diesen für die Stellung der Pflanzenblätter gebräuchlichen Ausdruck hier anzuwenden, der Seitenhydranthen beträgt aber nicht immer 180°, und es liegen daher die Zweige nicht genau in einer Ebene, sondern weisen nach verschiedenen Richtungen. Bestimmt aber bilden sich alle Knospen, die am Haupthydranthen entstehen, zu Hydranthen und nicht zu Blastostylen aus (Fig. 1 u. 2 Taf. VII), und eben so ist die Stelle, an welcher sie auftreten, genau bestimmt. Individuelle Verschiedenheiten beschränken sich darauf, dass der Knospungsort um höchstens 0,1 mm nach der Spitze oder nach der Basis des Stieles verschoben sein kann.

---

[1] F. Braem, Über die Knospung bei mehrschichtigen Thieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl. Bd. XIV. Nr. 4. 1894.

[2] A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 1883. p. 93 ff.

Im oberen Stieltheile des Haupthydranthen entstehen aber auch, wie Weismann beschrieben hat, die Eizellen, und zwar »beginnt die Keimzone etwas unterhalb des Halses und erstreckt sich mehr oder minder weit nach abwärts, in der Regel nicht weiter, als bis zum zweiten Seitenhydranthen. Aber auch auf dieser Strecke entstehen neue Eizellen vorwiegend nur im obersten Abschnitt, wenn auch die ganze Zone von größeren und kleineren Eizellen erfüllt ist. Man erkennt dies leicht daran, dass die Größe derselben von oben nach unten ziemlich stetig zunimmt. Mit dem Wachsthum des Haupthydranthen rückt auch die Keimzone mit in die Höhe; sie verhält sich darin genau so, wie die in ihr gelegene Knospungszone, d. h. sie bleibt immer in gleichem Abstand vom Hals des Hydranthen. In der Keimzone des Stiels der Haupthydranthen liegt also bei dieser Art der eigentliche normale Bildungsherd der Eizellen« (p. 98).

Nur äußerst selten habe ich im Ektoderm des Haupthydranthenstieles einzelne junge Eizellen in der Höhe der Knospungszone angetroffen. Niemals aber lagen sie an der Stelle, an welcher die Knospe sich hervorwölben musste, sondern seitlich oder gegenüber von dieser. Gewöhnlich fand ich aber die höchsten noch jugendlichen Eier erst in beträchtlicher Entfernung unterhalb der Knospungszone (Fig. 3). Erst dann, wenn die Knospe beträchtlich entwickelter erscheint und bereits zu einem jungen Hydranthen geworden ist, sieht man überall an ihrer Basis und auch über ihr im Haupthydranthenstiel deutliche Eizellen (Fig. 27, Taf. VIII). Zum Theil sind diese Eizellen bereits in Einwanderung in den Stiel des Nebenhydranthen begriffen. Bei der Untersuchung der ersten Knospenanlagen wird man also nicht durch wandernde Eizellen gestört. Ausnahmslos erfolgt das Hinüberwandern der jungen Eier aus dem Ektoderm in das Entoderm ziemlich weit unterhalb der Knospungszone, und die Geschlechtszellen erscheinen dann bereits so differenzirt, dass eine Verwechselung mit den Körperzellen ausgeschlossen ist.

Nur ein einziges Mal habe ich eine interstitielle Ektodermzelle angetroffen, die mit einem protoplasmatischen Fortsatze die Stützlamelle durchsetzte und in das Entodermepithel hineinragte. Ich habe diesen Fall in Fig. 19, Taf. VIII abgebildet. Die betreffende Stelle liegt nicht in der Knospungszone, sondern ein wenig unterhalb derselben, und in der gleichen Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite, zeigte der Querschnitt im Ektoderm des Hydranthenstieles eine deutliche Eizelle. Ich glaube daher, dass auch diese, wie es scheint, in Einwanderung in das Entoderm begriffene Zelle später noch zu einem Ei sich differenzirt. In ihrem Bau unterscheidet sie sich allerdings noch sehr auffallend von einer Geschlechtszelle. Der Kern ist klein und chromatinreich, beträchtlich kleiner als der ruhende, bläschenförmige der oberflächlichen Ektodermzellen oder der jugendlichen noch im äußeren Blatt liegenden Eizellen (Fig. 6). Auch der Zellkörper, der amöboide Fortsätze zeigt, ist plasmaärmer und weniger stark färbbar als in jungen Eizellen.

Als das normale Verhalten der Eizellen im Stiele des Haupthydranthen wird demnach das folgende zu betrachten sein. Unterhalb der Knospungszone trifft man im Ektoderm die jugendlichen Eizellen, die sich von den anderen Ektodermzellen nur wenig unterscheiden (Fig. 6). Das Keimbläschen ist zunächst nur unbedeutend größer als die ruhenden Kerne der peripheren Ektodermzellen, und auch der Nucleolus tritt nur wenig schärfer hervor als in diesen. Das Chromatin ist, sowie in den übrigen ruhenden Kernen, peripher an der Kernmembran etwas dichter angehäuft als im Inneren. Die auffallendste Eigenthümlichkeit der jungen Eizelle besteht darin, dass der Zellkörper — ähnlich wie bei den jungen entodermalen Plasmazellen — zunächst nur um das Keimbläschen herum etwas plasmareicher und desshalb ein wenig stärker gefärbt erscheint (Fig. 6, rechte Zelle *o*).

Viel deutlicher als Geschlechtszelle zeigt sich die linke Eizelle in Fig. 6. Das bedeutend größere Keimbläschen mit dem umfangreichen Nucleolus fällt sofort vor allen anderen Ektodermkernen auf, und auch der Zellkörper des jungen Eies ist größer und plasmareicher als der der übrigen Elemente. Ein wenig basalwärts (Fig. 7) trifft man im Ektoderm bereits umfangreichere Eizellen in typischer Form an.

Kleinenberg und Weismann lassen die Eizellen von *Eudendrium* »aus ektodermalen Zellen des interstitiellen Gewebes« entstehen. Es ist sicher richtig, dass in vielen Fällen die jüngsten Eizellen, die eben als solche erkennbar sind, in der tieferen Ektodermschicht ruhen, wo vorwiegend die Kern- und Zelltheilungen sich vollziehen. Aus diesen neugebildeten Elementen würden außer den Geschlechtszellen auch die peripheren Zellen der ektodermalen Leibeswand hervorgehen, nachdem sie unter Ausbildung eines ruhenden Kernes an die Oberfläche unter das Perisark emporgestiegen sind. Jedoch sind die Theilungserscheinungen nicht auf das interstitielle Gewebe beschränkt. Auch an der Oberfläche kann man gelegentlich, wenn freilich auch nur sehr selten, abgerundete und in Theilung begriffene Ektodermzellen erkennen, und aus den Tochterzellen können sehr wohl Geschlechtszellen hervorgehen. Auf einen solchen Fall ist mit hoher Wahrscheinlichkeit das in Fig. 6 abgebildete Verhalten zurückzuführen. So wie hier fehlt auch an vielen anderen, regellos über die Stieloberfläche zerstreuten Stellen ein eigentliches interstitielles Gewebe, und das Ektoderm ist deutlich einschichtig. Wenn also, wie es hier der Fall ist, Zellen dieser einschichtigen Epithelinseln, die den peripher gelegenen Elementen der mehrschichtigen Stellen vollständig gleichen, zu Eiern sich differenziren, wird es wohl nicht mehr angehen, die Geschlechtszellen ausschließlich auf das interstitielle Gewebe zurückzuführen. Vollständig im Rechte ist aber Weismann, wenn er die Eier aus jugendlichen Ektodermzellen ableitet und hinzufügt: »Das gesammte Gewebe der Keimzone befindet sich in Vermehrung und raschem Wachsthum, und gerade junge Zellen sind es, welche sich zu Eizellen differenziren. Man kann bestimmt sagen, dass sich dieselben sichtbar in nichts von anderen jungen Ektodermzellen unterscheiden, denn man kann im Voraus den Ort erkennen, an welchem sich später eine Keimzone bilden wird und kann feststellen, dass dort keine irgend wie sich auszeichnenden Zellen zu bemerken sind. Die Keimzellen sind also hier bestimmt nicht von Anfang an im Stock enthalten und differenziren sich nur zur Zeit der Geschlechtsreife, sondern sie entstehen erst zu dieser Zeit aus einer wuchernden Masse junger Zellen heraus« (p. 98).

Unterhalb der sich ausbildenden Knospungszone verweilen die allmählich heranwachsenden Eizellen sehr verschieden lange Zeit im Ektoderm (vgl. Fig. 21 *D* u. 26, Taf. VIII). Sie können noch in diesem liegen, wenn aus der Knospungszone bereits ein wohl entwickelter, in Kopf und Stiel gegliederter Nebenhydranth gesprosst ist und wandern dann in das Ektoderm dieses letzteren ein, nachdem sie sich bis zur Basis des Nebenhydranthenstieles emporgeschoben haben. Sehr häufig wandern aber auch die noch jugendlichen Eizellen noch innerhalb der Keimzone des Hauptstieles, aber stets in beträchtlicher Entfernung unter der sich bildenden Knospungszone, in das Entoderm aus (Fig. 4), um in diesem sich rasch zu vergrößern (Fig. 22, Taf. VIII) und in den inzwischen über ihnen entstandenen Nebenhydranthen einzutreten (Fig. 27). Gleichzeitig hat sich aber der Hauptstiel verlängert und die Keimzone desselben über die Ursprungsstelle des Nebenhydranthen hinweg weiter nach oben vorgeschoben, so dass nunmehr auch über dieser letzteren Eizellen anzutreffen sind. Wie die Abbildung zeigt, können dieselben bereits zum Theil aus dem Ektoderm in das Entoderm übergetreten sein. So wie die Knospungszone schon bei ihrem ersten Auftreten von Eizellen frei ist, werden auch im Ektoderm des aus ihr sich entwickelnden Nebenhydranthen zunächst keine neuen Eier gebildet. Die Keimzone dehnt sich also im Haupthydranthen über die Stelle, an welcher vordem die Knospenanlage erfolgte und die durch die Ansatzstelle des aus ihr hervorgegangenen Nebenhydranthen bestimmt wird, nach oben hin aus, wächst aber in diesen letzteren nicht hinein. Daher sieht man denn in den jungen Hydranthenknospen nirgend Eizellen (Fig. 24, Taf. VIII), und auch in älteren Nebenhydranthen fehlen sie entweder noch ganz (Fig. 8, Taf. VII) oder sind auf wenige, bereits früher im Hauptstiel entstandene und selbständig eingewanderte Exemplare beschränkt (Fig. 27, Taf. VIII).

Aus den vorstehenden Ausführungen ergiebt sich, dass die Bildung und Wanderung der Eier von dem Auftreten der Knospungszone im Haupthydranthenstiel unabhängig erfolgen. Es wird sich später darin ein Gegensatz zur Knospung von Blastostylen am Nebenhydranthen erweisen, und ich habe desshalb der Beschreibung des Knospungsvorganges jene Darstellung vorausschicken müssen. Fände nun in der sich ausbildenden Knospungszone eine Auswanderung von Ektodermzellen nach dem Entoderm statt, so wäre die Deutung unabweisbar, dass es sich um eine Regeneration des inneren Blattes durch Elemente des äußeren handelt. Doch zeigt eine genaue Beobachtung nichts von derartigen Erscheinungen, und jederzeit sind hier beide Keimblätter völlig scharf von einander gesondert.

Die ersten Erscheinungen, welche den Beginn der Hydranthenknospung verrathen, bestehen darin, dass die Zellen beider Körperschichten plasmareicher und daher stärker färbbar werden, an Länge etwas zunehmen, dagegen gewöhnlich etwas dünner erscheinen. Nach LANG würde es das Ektoderm sein, welches sich zuerst veränderte, indem es sich verdickte und mehrschichtig würde. Dass das äußere Blatt sich manchmal zuerst zur Knospenbildung vorbereitet, ist richtig; vielleicht aber noch häufiger lässt sich die Knospungsstelle zuerst nur an Besonderheiten der Entodermzellen erkennen, die durch Theilungen sich daselbst vermehrt haben und plasmareicher geworden sind, ohne immer gleichzeitig an Länge zugenommen zu haben. Eine Verdickung des Entoderms ist daher noch nicht erfolgt. Da das Ektoderm dieser Region sich unverändert zeigt, würde es kaum möglich sein, mit Sicherheit auf den Beginn von Knospung zu schließen, wenn nicht manchmal bereits das Perisark in Auflösung begriffen wäre (Fig. 5). Dieser letztere Vorgang ist in diesem Falle etwas früher aufgetreten, da er gewöhnlich erst dann beginnt, wenn die betreffende Ektodermstelle sich verdickt hat. Wo sonst der Beginn der Knospenbildung zunächst nur im Ektoderm sich anzeigt, erkennt man in diesem eine verdickte Stelle, an welcher die Zellen plasmareicher sind und höhere Prismenformen zeigen. —

Etwas weiter vorgeschritten sieht man die Ausbildung der Knospungszone in Fig. 9, und namentlich das Entoderm erweist sich verändert. Da, wo auf einem späteren Stadium die Knospe sich hervorwölben muss (oberes Ende der Zeichnung *A*), sind die Zellen ansehnlich lang geworden. Sie sind nicht alle vollständig gerade gestreckt, sondern zum Theil gekrümmt, erstrecken sich aber durch die ganze Dicke des Entoderms, so dass dieses als einschichtig bezeichnet werden muss. Freilich thun das nicht alle Zellen, denn manche sind verkürzt und haben sich namentlich nach der Seite der Stützlamelle zwischen den längeren Zellen zusammengezogen. Es fehlt aber auch nicht ganz an solchen Elementen, die an der inneren Seite liegen und nicht mehr bis zur Stützlamelle reichen. Ich glaube, dass alle diese verkürzten und zum Theil abgerundeten Entodermelemente mit den Zellvermehrungen im Zusammenhange stehen (obwohl auch in unverkürzten Zellen die Kerne sich theilen können), sei es, dass sie sich anschicken, solche auszuführen, sei es, dass sie aus solchen eben hervorgegangen sind und noch nicht ihre endgültige Form und Lage wieder gewonnen haben. Denn ich muss Braem durchaus Recht geben, wenn er im Gegensatze zu Lang das Vorhandensein entodermaler Zelltheilungen in der Knospungsregion behauptet. Nichts ist leichter, als sich davon zu überzeugen. Fig. 10 zeigt ein Stück eines Flächenschnittes durch das Entoderm der Knospungszone, und die Kerntheilungen fallen in ihr sofort auf.

Auch das Ektoderm erweist sich verdickt, wenngleich es noch nicht überall dem Perisark, welches meistens noch nicht aufgelöst erscheint, unmittelbar dicht anliegt. Die Grenzen der inneren Zellenden habe ich nicht überall zu unterscheiden vermocht und kann daher nicht sicher aussagen, ob die Zellen, deren Kerne peripher liegen, stets bis zur Stützlamelle heranreichen. Die kürzeren interstitiellen Zellen haben kleinere sehr häufig in Theilung begriffene Kerne. Auch Nesselkapseln begegnet man hin und wieder in diesem Gewebe, seltener zwar in der Knospungszone selbst, häufiger jedoch in ihrer Nachbarschaft. In mehreren Abbildungen, auf die ich nicht erst besonders aufmerksam zu machen brauche, habe ich sie eingezeichnet.

Auf dem hier behandelten Stadium hat sich die Knospungszone bereits beträchtlich ausgebreitet, so dass man dieselbe an Totalpräparaten leicht an der dunkleren Färbung erkennen kann. Nach unten zu nimmt die Höhe der Zellen ganz allmählich ab (Fig. 9 *B*), und an der Basis des Haupthydranthenstieles trifft man endlich nahezu kubische, plasmaarme Entodermzellen, die einen großen ruhenden Kern führen (Fig. 9 *C*). Auch unmittelbar über der Knospungszone werden die Entodermzellen etwas niedriger, um weiterhin an der Spitze des Stieles in die sehr hohen, hellen Elemente der Cambiumzone überzugehen (vgl. Fig. 3). Die Ausdehnung dieser Zwischenzone zwischen Cambium und Knospungsstelle unterliegt individuellen Verschiedenheiten und bedingt die Eingangs erwähnten Variationen des Knospungsortes, die sich aber innerhalb sehr enger Grenzen bewegen. Wo die Knospungsstelle besonders weit nach oben verschoben erscheint, liegt sie unmittelbar unter dem Cambium, und jene Zwischenzone kürzerer Entodermzellen scheint zu fehlen, während sie im entgegengesetzten Fall recht ansehnlichen Umfang erlangt. —

Im Wesentlichen auf dem gleichen Stadium steht die Knospungszone, die Fig. 11 im Längsschnitte zeigt. Ich habe sie eigentlich nur desshalb hergesetzt, weil sie Manches der vorhergehenden Beschreibung illustrirt, was in Fig. 9 nicht zu sehen ist. Man bemerkt einige Entodermzellen, die ganz auf die innere Seite gerückt sind und die Stützlamelle nicht mehr erreichen. Solche Zellen können sich weiterhin aber auch vollständig aus dem epithelialen Verbande des Entoderms lösen und in den Gastrovascularraum hineingelangen, wo sie allmählicher Resorption verfallen. Ein derartiges Abstoßen von Entodermzellen, das man auch in der Knospungszone gelegentlich beobachten kann, mag vielleicht Lang dazu veranlasst haben, eine vollständige Auflösung des Entoderms an jenem Orte anzunehmen. Es handelt sich aber ausnahmslos stets um einen Austritt nur vereinzelter Zellen ohne irgend eine nachfolgende Ergänzung vom interstitiellen Ektodermgewebe aus, und ferner treten überall im Stiel solche Zellen aus, vielleicht gerade am seltensten in der Knospungszone. In Fig. 11 *B* dürfte die eine leicht auffallende Zelle zum Austritt bereit sein; sie liegt in ansehnlicher Entfernung von der Knospungsregion. Ob man die abgestoßenen Zellen einfach als senil degenerirt bezeichnen darf, scheint mir sehr zweifelhaft zu sein und zwar desshalb, weil sich ihre Kerne gar nicht selten in indirekter Theilung befindlich nachweisen lassen. Gegenüber der in Fig. 9 gezeichneten Knospungszone zeigt Fig. 11 *A* die Entodermzellen noch etwas stärker verlängert mit großen ruhenden Kernen, die vorwiegend den der Stützlamelle zugekehrten Enden genähert sind. Eine sog. Plasma- oder Drüsenzelle sieht man im Entoderm von Fig. 11 *B*. Die protoplasmareichere, intensiv gefärbte Zone beschränkt sich auf die Umgebung des Kernes; der übrige Zellkörper erscheint plasmaarm und hell wie in den anderen Entodermzellen. —

Ein ähnliches Stadium der Knospungszonenbildung zeigen die Querschnitte Fig. 12 und 13. Eine äußerlich hervortretende buckelförmige Ausstülpung fehlt noch vollständig. Wie der in Fig. 12 gezeichnete Durchschnitt durch den ganzen Hydranthenstiel lehrt, liegt nur im Bereiche der Knospungszone das verdickte Ektoderm dem Perisark dicht an, während es an den anderen Stellen von demselben ziemlich weit entfernt ist und sich ihm nur durch eine Anzahl protoplasmatischer Stränge verbindet. Doch ist dieses letztere Verhalten durchaus kein allgemein gültiges, meistens liegt sogar in der Höhe der Knospenanlage das Ektoderm des Haupthydranthenstieles im ganzen Umkreise dem Perisark ziemlich dicht an (vgl. Fig. 3).

Bei stärkerer Vergrößerung zeigt der Durchschnitt durch die Knospungsregion (Fig. 13) das Perisark in beginnender Auflösung. Das Ektoderm ist im Vergleich mit den bisher beschriebenen Fällen verhältnismäßig dünn. Die dicht gedrängten Zellen sind nur wenig lang, erstrecken sich aber meistens vom Perisark bis zur Stützmembran und besitzen zugespitzte innere Enden, zwischen welchen die interstitiellen Zellen eingekeilt liegen. Die Entodermzellen, von jenen durch die Stützlamelle scharf geschieden, sind länger und nicht unbeträchtlich dünner als in einiger Entfernung unterhalb der Knospungszone. Sie bilden ein deutliches einschichtiges Epithel, in welchem nichts eine bevorstehende Auflösung andeutet, die Lang annimmt. Mehrere Schnitte der Serie zeigen an der Stützlamelle verkürzte Entodermzellen mit sich theilenden Kernen. Im Gegensatze zum Ektoderm erweist sich hier das Entoderm im gesammten Umkreise ziemlich gleichartig beschaffen (Fig. 12): auch an der dem eigentlichen Knospungsorte gegenüberliegenden Stelle sind die Zellen plasmareicher und etwas länger als weiter unten im Stiele und unterscheiden sich von den Elementen der Knospungszone vornehmlich durch größere Breite. Es scheint, dass dort die Zelltheilungen weniger zahlreich erfolgt seien als in der Knospungszone. Jedoch besteht durchaus nicht in allen Fällen auf diesem Stadium die eben erwähnte Gleichförmigkeit im Entoderm, vielmehr unterscheidet sich meistens die der Knospungszone gegenüberliegende Stelle recht auffallend durch kürzere und breitere, plasmaarme Zellen. —

Etwas ausgedehnter erweist sich die Knospungszone in dem in Fig. 14 abgebildeten Stadium, obwohl eine äußere Hervorwölbung immer noch nicht aufgetreten ist. In *A* ist das Centrum durchschnitten; im Ektoderm fallen die außerordentlich langen Zellen auf, zwischen welchen sehr zahlreiche Kerne des interstitiellen Gewebes zu bemerken sind, und auch die Entodermzellen sind ansehnlich lang und dünner geworden und zeigen vielfache Kerntheilungen. Das Perisark ist über eine weite Strecke hin in Auflösung begriffen, die Stützlamelle dagegen scheidet scharf beide Keimblätter.

Die peripheren Schnitte der Serie durchschneiden den Rand der Knospungszone in der Weise, dass man Flächenansichten der beiden Keimschichten erhält. In diesen lassen sich leicht die Kern- und Zelltheilungen auffinden. In Fig. 15 habe ich einige Stücke aus solchen Schnitten abgebildet. *A* zeigt die Mitten und die der Stützlamelle zugekehrten Enden der Entodermzellen durchschnitten. Die einzelnen Elemente erscheinen scharf abgegrenzt in fünf- oder sechseckiger Gestalt mit ruhendem oder in Theilung begriffenem Kerne. So wie ich es für jüngere Stadien oben bereits angedeutet habe, findet man auch hier häufig an der inneren Entodermseite verkürzte birnförmige und abgerundete Zellen, welche zum Theil mit freiem Ende in den Gastrovasculararraum hineinragen und dann sehr rasch an Größe zunehmen. Drei solcher Zellen zeigt Fig. 15 *B* durchschnitten; ein Kern befindet sich in Theilung.

Unterhalb der Knospungszone zeigt die Stielwandung die normalen, oben bereits beschriebenen Verhältnisse (Fig. 14 *B*). Dem dicken Perisark verbindet sich das Ektoderm durch fadenförmige Ausläufer. Im Entoderm fehlt es nicht an Kerntheilungen; in der Abbildung bemerkt man an der inneren Seite eine abgerundete, in Theilung begriffene Zelle. —

Auf dem in Fig. 16—18 gezeichneten Stadium beginnt das Centrum der Knospungszone als Hydranthenknospe sich hervorzuwölben, nachdem die Perisarkauflösung genügend weit vorgeschritten ist. In Fig. 16 fallen die außerordentlich langen Entodermzellen auf, im Übrigen sind aber nur die bereits beschriebenen Verhältnisse wiederzufinden. In Fig. 17 sieht man neben ruhenden Entodermzellkernen zwei, die sich zur Theilung anschicken und das Chromatingerüst zu einzelnen Chromosomen verkürzen, und in Fig. 18 ist bereits eine wohl ausgebildete Spindel zu sehen. Es lässt sich also deutlich die Umbildung eines ruhenden Entodermkernes zur Theilungsspindel kontinuirlich verfolgen, und damit ergiebt sich die Fähigkeit des Entoderms, die bei der Knospung nothwendige Zellvermehrung aus eigenen Mitteln zu bestreiten, ohne Unterstützung etwa einwandernder interstitieller Zellen. Auch hier scheidet die Stützlamelle deutlich beide Leibesschichten. —

Nur unbedeutend stärker äußerlich hervorgetreten ist die junge Knospenanlage in Fig. 20, Taf. VIII. Es dürfte dieses Stadium demjenigen entsprechen, auf welchem nach Lang's Darstellung der Eintritt zahlreicher interstitieller Ektodermzellen in den vollkommen gelockerten und in Auflösung begriffenen epithelialen Verband des Entoderms stattfinden soll. In Folge theilweiser Auflösung sei die Stützlamelle zuerst porös geworden und erscheine somit für den Durchtritt der Zellen geeignet. Dann führt Lang weiter aus: »Da, wo gerade eine einwandernde Zelle die Stützlamelle unterbricht (man findet nicht selten solche Stellen auf Schnitten), scheint das Plasma der ersteren mit der Masse der letzteren zusammenzufließen, d. h. mit anderen Worten, die Stützmembran ist zur zähflüssigen Gallerte geworden, durch welche die Zellen hindurchkriechen« (p. 369). Ich stimme mit Lang darin überein, dass auch ich — wie es wohl übrigens seit Kleinenberg ziemlich allgemein anerkannt sein dürfte — die Stützlamelle in der Knospungszone, namentlich wenn die Knospenausstülpung sich einleitet, nicht steif und starr, sondern weich und biegsam finde. Dass aber irgendwo dadurch die Grenzen zwischen Ektoderm und Entoderm verwischt würden, habe ich eben so wenig wahrgenommen wie Braem. Eine Auflösung des Entoderms und Ergänzung durch interstitielle Zellen sind nirgend zu erkennen. —

Als eine kleine aber deutliche buckelförmige Ausstülpung erscheint die junge Hydranthenknospe in Fig. 21 *A*. So weit die Ausstülpung reicht, ist das Perisark aufgelöst, in den peripheren Theilen der Knospungszone ist es dagegen noch erhalten. Der median geführte Schnitt zeigt überall beide Keimschichten durch die Stützmembran deutlich geschieden und lässt die bereits beschriebenen Eigenthümlichkeiten auch hier erkennen. Besonders hervorheben möchte ich nur, dass mehrfach Entodermzellen mit kolbenförmig verdickten Enden über das Epithel emporragen, dass einige dasselbe vollständig verlassen haben und frei im Gastrovascularraum schwimmen. Das hier abgebildete Stadium entspricht so ziemlich demjenigen, in welchem Lang die Einwanderung der interstitiellen Zellen als vollzogen betrachtet und für welches er folgende Beschreibung giebt: »Nun aber wird das alte Entoderm vollends abgestoßen resp. resorbirt, und das Entoderm der Knospe, das mehrschichtig der neugebildeten Stützlamelle anlagerte, reiht sich allmählich in einfacher Schicht dem sich immer stärker herauswölbenden Ektoderm an« (p. 371). Aus der bisher gegebenen Beschreibung ist aber mit Bestimmtheit zu entnehmen, dass eine vollständige Auflösung des Entoderms in jüngeren Stadien überhaupt nicht stattgefunden hat und seine Neubildung daher nicht erst zu erfolgen brauchte.

Die histologische Beschaffenheit der Entodermzellen dieses Stadiums lässt nach Lang's Auffassung ihren ektodermalen Ursprung erschließen: »Und gerade die Ähnlichkeit, besonders der jungen Entodermzellen mit den interstitiellen Zellen, beweist auch hier, wo die Einwanderung schon beendigt ist, ihre Abstammung von diesen letzteren und macht die Herkunft von den Entodermzellen des Coenosarks an der Knospungsstelle unwahrscheinlich« (p. 370). Um die einzelnen Entodermelemente der jungen Knospe deutlicher untersuchen zu können, habe ich einen Schnitt der Serie zertrümmert und in Fig. 23 einige Zellengruppen abgebildet. Man findet nichts, was LANG's Ansicht erweisen könnte, sondern sieht, so wie ich es für die jüngeren Stadien aus einander gesetzt habe, verkürzte und abgerundete Zellen, deren Kerne meist in Theilung begriffen sind. Die jungen eben gebildeten Kerne und Zellen sind dann nur $^1/_2$mal so groß wie die ruhenden Mutter-Kerne und -Zellen, aus denen sie entstanden sind und ähneln natürlich den in Theilung begriffenen und getheilten im Ektoderm. Wenn die junge Entodermzelle sich weiterhin streckt und heranwächst (Fig. 23 *C*, *D*, *E*), vergrößert sich allmählich auch ihr ruhender Kern zu einem ansehnlichen bläschenförmigen Gebilde. Genau die gleichen Erscheinungen vollziehen sich auch im Ektoderm, nur dass da im Durchschnitt die ruhenden Kerne etwas kleiner sind. Es folgt aber aus diesen schon a priori als selbstverständlich zu erwartenden Vorgängen, dass weder alle Kerne im Ektoderm noch im Entoderm von gleicher Größe sein können und die kleinsten und größten derselben durch eine kontinuirliche Zwischenreihe verbunden sein müssen, wenn auch freilich, namentlich im Entoderm, der Zustand des großen, bläschenförmigen, ruhenden Kernes am häufigsten angetroffen wird, weil er am längsten andauert.

Der Knospenanlage gegenüber (Fig. 21 *B*) ist die Wand des Haupthydranthenstieles beträchtlich dünner und zeigt nichts von dem energischen Wachsthum der benachbarten Knospungszone. Im Hinblick auf das oben beschriebene jüngere Stadium (Fig. 12, Taf. VII) erscheint diese Verschiedenheit besonders im Entoderm auffallend, um so auffallender, als in ziemlicher Entfernung unterhalb der Knospenanlage (Fig. 21 *C*) die Entodermzellen noch sehr lang sind und sich von jenen der Knospungszone nicht allzu sehr unterscheiden. Weiter unten trifft man an der Basis des Hydranthenstieles (Fig. 21 *D*) Eizellen im Ektoderm und noch mehr basalwärts im Coenosark (Fig. 22) größere Eier, die bereits in das Entoderm übergetreten sind. —

Weiterhin vergrößert sich die junge Knospenanlage sehr rasch, indem sie sich immer mehr nach außen hervorwölbt. Die äußere Form zeigt mehrfache individuelle Verschiedenheiten. Oft erscheint die Knospe als längerer Wulst oder Rücken, manchmal wieder mehr zapfenförmig. Im ersteren Fall entsteht ein ansehnlich großer, ziemlich plumper, in letzterem ein kleiner, schlankerer Nebenhydranth. Als ein langgezogener Wulst, dessen Höhe dem Durchmesser des Stieles nur wenig nachsteht, erwies sich die Knospenanlage, die Fig. 24 im Durchschnitt zeigt. Da über die Deutung dieser und der weiteren Stadien Kontroversen nicht vorliegen, kann ich diese Beschreibung mit wenigen Worten beschließen.

Das Ektoderm der Knospe hat sich nur in so fern verändert, als es etwas niedriger geworden ist; das Perisark ist noch nicht ausgeschieden worden. Die Kerne der Ektodermzellen liegen meistens der Mitte nahe, und an der Stützlamelle trifft man die interstitiellen Zellen. Im Entoderm erstrecken sich die meisten Zellen durch die ganze Dicke der Schicht; an der Stützlamelle sieht man, so wie früher, kleinere »interstitielle Entodermzellen«, aus welchen jene hervorgehen (Fig. 25). In den Gastrovascularraum sowohl des Haupthydranthenstieles als der Knospe ragen mehrfach verdickte Zellenden hinein, und es fehlt auch nicht ganz an bereits abgestoßenen, freien Elementen in demselben. Ein guter Theil der nach innen zu hervorragenden Zellen wird später wohl sicher wieder eingezogen, und es scheint sich nur um ganz vorübergehende, durch Druckwirkungen hervorgerufene Faltungserscheinungen zu handeln, die in einer in so lebhaftem Wachsthum begriffenen Region kaum auffallen können. Vielleicht wird dadurch auch die Ernährung der Zellen erleichtert.

Auf derselben Seite, an welcher die Knospe sich ausstülpt und noch ansehnlich weit unter ihr, erweist sich das Entoderm des Haupthydranthenstiels so differenzirt, wie in der Knospungszone (Fig. 26), während im Ektoderm bereits größere Eier liegen können. Ob sich dieses Entoderm bei der weiteren Entwicklung des Nebenhydranthen ganz in diesen hineinschiebt, kann ich nicht sicher bestimmen. Doch bemerkt man die Basis des Stieles älterer Nebenhydranthen noch von derartigen Entodermzellen umgrenzt.

2. Die Knospung am Nebenhydranthen.

Erst weit später, wenn der Nebenhydranth seine definitive Ausbildung erlangt und in Köpfchen und Stiel sich differenzirt hat, beginnt an dem letzteren die Knospung (Fig. 1 Ast *III*, Fig. 2 Ast *V*). So wie am Haupthydranthen entstehen auch hier die jüngsten Knospen unter dem Hals, aber im Allgemeinen den nächst vorhergehenden doch weniger genau entgegengesetzt als dort. Manchmal erreicht die Divergenz der Knospen am Nebenhydranthen nahezu 360°, so dass eine einreihige Anordnung aufwärts gerichteter Sprossen zu Stande kommt (Fig. 2 Ast *I*). Aus den Knospen am Nebenhydranthenstiel bilden sich entweder wiederum Hydranthen oder Blastostyle. Als den normalen Vorgang betrachtet Weismann denjenigen, bei welchem zuerst nur Blastostyle (bis zur Höchstzahl 4) an jedem Nebenhydranthen knospen, dann aber nur noch Hydranthen. Fig. 1, Taf. VII, zeigt dieses normale Verhalten, und man sieht an jedem der drei Nebenästchen des Hauptstieles ausschließlich Blastostylknospen, welche bereits eine Anzahl Gonophoren tragen. Wie bereits Weismann ausgeführt hat, können Nebenhydranthen sich weiterhin aber auch so wie Haupthydranthen verhalten, nachdem sie unter dem Hals im Stiele eine eigene, neue Keimzone zur Ausbildung gebracht haben. Solche aus Nebenhydranthen hervorgegangene Hauptästchen müssten dann an ihrer Basis direkt eine Anzahl Blastostyle tragen, was bei den eigentlichen Haupthydranthen niemals der Fall ist.

Außerordentlich häufig verhalten sich aber die Nebenhydranthen bezüglich der Knospenbildung abweichend, wie aus der Betrachtung des in Fig. 2 abgebildeten Stöckchens hervorgeht. Mit Ausnahme des untersten Nebenhydranthen (*I*) haben alle anderen wiederum nur Hydranthen getrieben. Der Ast *II* zeigt genau das Bild eines Hauptstammes, denn er trägt nur Hydranthen, deren unterster und ältester jedoch mit der Sprossung von Blastostylen begonnen hat. Am ersten Seitenzweige sitzen dagegen in normaler Weise basal zwei Blastostyle, die zahlreiche Gonophoren tragen, und weiter oben ein Hydranth, der trotz seiner Größe wohl die jüngste Knospe darstellen dürfte. Auf andere Unregelmäßigkeiten hat bereits Weismann hingewiesen, und es geht daraus hervor, dass sich beim Auftreten einer Knospe am Nebenhydranthen von vorn herein aus dem Knospungsorte allein nicht bestimmen lässt, ob ein Hydranth oder Blastostyl sich entwickeln werde. Auf das Schicksal der Knospen scheint das Verhalten der in den Nebenhydranthen eingewanderten Eizellen bestimmend zu wirken, und ich möchte daher einige Bemerkungen über diese letzteren vorausschicken.

Nach Weismann vollzieht sich der normale Hergang der Wanderung der Eizellen in folgender Weise: »An ihrer Ursprungsstätte im Ektoderm der Keimzone eines Haupthydranthen verweilen sie so lange, bis eine neue Hydranthenknospe hervorwächst, in die sie übrigens nicht sogleich, sondern erst dann einwandern, wenn dieselbe bereits einen wohlabgesetzten Stiel besitzt. Sie bleiben hier zunächst im Ektoderm, wachsen bedeutend heran und bohren sich erst, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben ins Entoderm durch. Dies geschieht ziemlich gleichzeitig von den meisten Eizellen, welche sich in dem betreffenden Hydranthenstiel befinden und zwar zu der Zeit, wenn der Hydranth sich zur Hervorbringung einer Blastostylknospe anschickt. In diese wandern sie nun ein, und zwar beginnt diese Einwanderung schon sehr früh und dauert sehr lange an, denn man findet nicht selten im Stiel ausgewachsener Blastostyle noch einzelne Eizellen, welche im Entoderm gegen die Gonophorenregion hinaufklimmen« (p. 100).

Dass vielfach in den jungen Nebenhydranthen die Eier zunächst nur im Ektoderm anzutreffen sind, ist gewiss richtig. Es fehlt aber auch nicht an solchen Fällen, in welchen sie bereits im Haupthydranthenstiele in das Entoderm wandern, um in diesem in den Nebenhydranthen einzutreten. Die oben bereits erwähnte Abbildung Fig. 27, Taf. VIII zeigt diesen Vorgang, und auch weiterhin dürfte in solchen Nebenhydranthen das Vorkommen von Eizellen auf das Entoderm beschränkt bleiben, in so fern nicht noch sekundäre Wanderungen der Eizellen in das Ektoderm auftreten, wie das von Kleinenberg gelegentlich beobachtet worden ist. Die Lage der eingewanderten Eier im Ektoderm der Nebenhydranthen würde sich dann auf zwei Ursachen zurückführen lassen: einmal auf die ursprünglich ektodermale im Haupthydranthen und zweitens auf Zurückwanderung bereits ins Entoderm eingetretener Zellen in das äußere Blatt.

So wie Weismann sehe auch ich die Eizellen des Nebenhydranthen bis in seine Knospungsregion vordringen, wo sie im Hauptstiel stets fehlen. Weismann hat sich vielleicht nicht ganz glücklich ausgedrückt und könnte leicht missverstanden werden, wenn er sagt: »Aber auch dann sieht man sie (die Eizellen) stets die Region einhalten, innerhalb deren ein Blastostyl sich bilden kann, niemals dringen sie bis an den Hals oder gar das Köpfchen selbst ein« (p. 106). Denn in den Abbildungen und an anderen Stellen seines Werkes erfährt man, dass auch da, wo Hydranthen sich bilden, Eier in nächster Nachbarschaft liegen können, freilich, ohne in sie einzudringen. Auch in der Knospungszone des Nebenhydranthen liegen die Eier in diesem oder jenem Keimblatte.

Das Auftreten der ersten Knospe am Nebenhydranthen ist aber durchaus nicht davon abhängig, dass die Geschlechtszellen bereits bis in die Knospungszone vorgedrungen sein müssen, vielmehr beginnt sehr häufig die Sprossung, wenn die Eizellen noch auf den Basaltheil des Stieles beschränkt sind. In allen diesen Fällen geht aus der Knospe ein Hydranth und nicht ein Blastostyl hervor. Die oberen Nebenhydranthen des in Fig. 2 abgebildeten Stöckchens zeigen alle dieses Verhalten. Gerade bei den im Juni, während des intensivsten Wachsthums gesammelten Stöcken scheint dasselbe sehr verbreitet zu sein und würde sich etwa so verstehen lassen, dass das

Spitzenwachsthum der Nebenzweige und daher die Neubildung von Knospungszonen rascher erfolgen als das Emporwandern der Geschlechtszellen sich vollzieht.

Ein großer Theil der Hydranthenknospen am Nebenhydranthen ist dadurch bestimmt. Da aber, wie WEISMANN ausgeführt hat, niemals unterhalb einer bereits vorhandenen Knospe eine neue später noch sich bildet und Blastostyle an demselben Nebenhydranthen stets tiefer stehen als die Nebenhydranthen zweiter Ordnung, könnten solche Nebenhydranthen, die zuerst einen Hydranthen getrieben haben, später überhaupt kein Blastostyl direkt hervorbringen und müssten sich (vgl. Ast *II* Fig. 2) weiterhin bezüglich ihrer Sprossenbildung wie ein Haupthydranth verhalten. Unerklärt bleibt somit noch, worin die Ursache liegt, dass dicht neben einander an ein und demselben Nebenhydranthenstiel Blastostyle und Hydranthen knospen können (Ast *I* Fig. 2).

Diese letztere Eigenthümlichkeit hat auch WEISMANN veranlasst, nach den Ursachen der Differenzirung einer Knospe zu einem Hydranthen oder Blastostyl zu suchen. In späteren Entwicklungsstadien ist es die Anlage des Hypostoms oder Rüssels, welche den Hydranthen kennzeichnet, dem Blastostyl aber fehlt, und in jüngeren bestimmt der Eintritt von Eizellen den Blastostyl, während er beim Hydranthen so früh nicht vorkommt. Da normalerweise am Nebenhydranthen zuerst Blastostyle, dann erst Hydranthen entstehen, so glaubt WEISMANN, »dass die Entscheidung dieser Alternative davon abhängt, ob noch Eizellen vorhanden sind oder nicht, doch kann ich (fügt er hinzu) für eine solche Abhängigkeit der Qualität der Knospe nichts Entscheidendes beibringen. Sicher ist nur, dass, wenn noch ein oder noch mehrere Blastostyle an dem Seitenzweig entstehen, immer auch die Eizellen vorhanden sind, um ihre Gonophoren zu füllen« (p. 100). Er verfolgt die Frage noch tiefer, ohne sie allerdings in einem bestimmten Sinne zu beantworten, indem er sagt: »Mag nun die Anwesenheit von Eizellen im Parenchym des Seitenastes als ein Reiz auf ihn wirken, der ihn zur Bildung einer Blastostyl-, anstatt einer Hydranthenknospe anregt, oder mag der Seitenhydranth von vorn herein auf eine bestimmte Anzahl von Blastostylen angelegt sein, Thatsache ist, dass er nach höchstens vier Blastostylen nur noch Hydranthenknospen hervorbringt« (p. 101).

Nach meinen Untersuchungen entscheidet die Anwesenheit oder das Fehlen von Eizellen im Entoderm der Knospungszone darüber, ob ein Hydranth oder Blastostyl sich entwickeln werde und zwar in der Art, dass nur dann ein Blastostyl entsteht, wenn die Eizellen im Entoderm vorhanden sind. Die Untersuchung des konservirten Materials allein lässt freilich diese Entscheidung nicht mit unbedingter

Sicherheit fällen, weil der Einwand nicht in überzeugender Weise zu widerlegen ist, dass auf einem späteren Stadium in eine Knospe, deren Entoderm keine Eier führt und die ich für eine Hydranthenknospe halte, doch noch Eier frühzeitig genug einwandern könnten, um eine Blastostylbildung zu bewirken. Nach der Durchmusterung zahlreicher konservirter Stadien halte ich das aber für äußerst unwahrscheinlich.

Ich stimme also mit WEISMANN darin vollständig überein: »dass Blastostyle und Hydranthen von vorn herein verschieden angelegt werden, so dass also von einer Verkümmerung der Hydranthen im Laufe der Ontogenese zu Blastostylen keine Rede sein kann. Die Blastostyle werden als solche angelegt« (p. 107). Während aber WEISMANN, und LANG ist ihm hierin gefolgt, einen sichtbaren Unterschied in der Anlage eines Blastostyls oder Hydranthen nicht vorhanden glaubt und behauptet: »die erste Anlage eines Blastostyls unterscheidet sich nicht von der eines Hydranthen« (p. 103), sehe ich einen solchen in der Anwesenheit entodermaler Eizellen. Diese letztere ist übrigens auch WEISMANN nicht entgangen, und seine Äußerung, »wenn man in Taf. III Fig. 2 sich die im Entoderm liegenden großen Eizellen wegdenkt, so könnte die Blastostylknospe eben so gut eine sich bildende Hydranthenknospe vorstellen« (p. 106), steht mit meinen Befunden in vollster Übereinstimmung.

Es ist nun durchaus nicht nothwendig, dass die Eizellen im Centrum der Blastostyl-Knospungszone gelegen sind, im Gegentheile sind sie meistens an der Peripherie der sich eben vorwölbenden Blastostylanlage anzutreffen, treten aber sehr bald in diese selbst ein. Fig. 30—32 Taf. VIII werden uns weiter unten diesen Unterschied versinnlichen.

Abnormerweise scheint es allerdings vorkommen zu können, dass auch in eine Hydranthenknospe sehr frühzeitig einzelne Eier eindringen. Dies lässt sich wenigstens aus den Angaben erschließen, dass gelegentlich Eier tragende Gonophoren unterhalb des Tentakelkranzes an wohl entwickelten Hydranthen hervorsprossen. Einige Male fand WEISMANN auch »ein oder zwei Eizellen am Grunde des Köpfchens und zwar im Ektoderm gelegen« meist im Zerfall begriffen, und er schließt daraus, dass die Eier auch im Hydranthen nur dann zur vollen Reife sich entwickeln können, wenn sie ins Entoderm gelangen. Ich habe nun ausnahmsweise vereinzelte kleinere Eizellen auch im Entoderm des Hydranthenköpfchens angetroffen. Dort können sie freilich ihre Reife nicht erlangen, aber es ist allerdings möglich, dass weiterhin noch in Folge des durch sie ausgeübten Reizes Gonophoren sprossen, in welche sie einrücken, um daselbst zu reifen.

Über die feineren Vorgänge der Knospung am Nebenhydranthen habe ich den vorstehenden Auseinandersetzungen nur Weniges noch hinzuzufügen.

Der junge, in Kopf und Stiel gegliederte Nebenhydranth (Fig. 27, Taf. VIII; vgl. auch Fig. 8, Taf. VII) zeigt überall, auch da, wo später die Knospungszone sich ausbilden wird, beide Leibesschichten scharf gesondert. Die äußere Oberfläche des Ektoderms des Stieles ist uneben und erscheint in den Längsschnitten wellenförmig. Es wechseln breitere, verdickte, reifenförmige Zonen mit verdünnten ab. In den ersteren ist das Epithel namentlich durch mächtigere Entwicklung des interstitiellen Gewebes mehrschichtig geworden, in den letzteren ist es meist nur einschichtig. Den wellenförmigen Krümmungen folgt das inzwischen abgeschiedene Perisark. Auch in ganz alten Stielen bleiben an der Basis diese Ringelungen des Perisarks in regelmäßiger Form bestehen. Im Entoderm reichen mit Ausnahme der interstitiellen Zellen alle Elemente durch die ganze Dicke der Schicht.

Die Region eines derartigen Nebenhydranthen, in welcher weiterhin eine Knospungszone zur Ausbildung gelangen muss, zeigt Fig. 28 bei stärkerer Vergrößerung im Längsschnitt. Die Zellen ähneln noch sehr denen der jüngsten Knospenstadien, sind ansehnlich hoch, ziemlich protoplasmareich, in regem Wachsthum und in Theilung begriffen. Im Ektoderm vollziehen sich die Theilungen in der Tiefe des interstitiellen Gewebes, und auch im Entoderm liegen die sich vermehrenden Kerne fast ausschließlich der Stützlamelle nahe. Einen Flächenschnitt durch das Entoderm dieser Region mit mehreren in Theilung begriffenen Kernen zeigt Fig. 29.

Nach und nach flachen sich alle Zellen dieser Region etwas ab, werden plasmaärmer und zeigen eigentlich nichts von dem Aussehen »embryonaler« Zellen, sie erscheinen vielmehr bestimmt differenzirt wie in dem unteren Abschnitt des Stieles, wo keine Knospung erfolgt. Erst wenn eine Knospungszone sich auszubilden beginnt, erhalten in ihrem Bereiche die Zellen das embryonale Aussehen wieder.

Die Knospung beginnt erst weit später, wenn der Nebenhydranth das in Fig. 27 gezeichnete Stadium um ein Mehrfaches an Länge übertrifft. Durchwegs liegen am Nebenhydranthenstiel die einzelnen Hydranthenknospen viel weiter von einander ab als die Blastostyle (vgl. Fig. 1 u. 2). Doch kann, wo verschiedene Knospen an einem Stiele vorhanden sind, ein Hydranth ganz dicht über einem Blastostyl gebildet werden.

Nach der ausführlichen Beschreibung, die ich im ersten Abschnitt von der Knospung am Hauptstiel gegeben habe, ist es überflüssig, auch hier zu begründen, dass in den ersten Stadien der Blastostylbildung keine Auswanderung ektodermaler Zellen des interstitiellen Gewebes und keine Auflösung des alten Entoderms erfolgen. Ich verweise daher gleich auf den in Fig. 30 Taf. VIII abgebildeten Querschnitt durch einen Nebenhydranthen, welcher eine junge Blastostylknospe durchschnitten zeigt. Ein Nachbarschnitt ist in Fig. 31 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

Die Knospe springt an der Außenseite des Stieles nur ganz unmerklich vor, das Perisark ist über ihr noch nicht vollständig aufgelöst, erweist sich aber weich und biegsam. Beide Keimblätter sind äußerst deutlich geschieden, obwohl — nach Lang's Darstellung — auf diesem Stadium peripher noch Ektodermzellen einwandern müssten. Die Zellen sind in der ganzen Knospungszone länger und dichter an einander gefügt als an den anderen Stellen und zeichnen sich durch stärkere Färbbarkeit aus.

Die Eizellen reichen im Stiel bis über die Knospungszone hinaus. In Fig. 30 sieht man zwei im Ektoderm, außerhalb der Knospungszone liegen, und es würde sich aus diesem Schnitte allein nicht entscheiden lassen, ob ein Hydranth oder Blastostyl gebildet werden soll. Untersucht man aber die ganze Serie, so findet man in den weiter unten zu geführten Schnitten noch innerhalb des verdickten Entoderms der Knospungszone selbst und an ihrem unteren Rande, deutliche Eizellen, und auch außerhalb der Knospungszone liegen in der gleichen Höhe des Stieles größere Eizellen im inneren Blatte; damit bestimmt sich die Knospe als ein zukünftiger Blastostyl. Nur wenig unterhalb dieser Knospungszone, ihr dicht benachbart, entspringt an demselben Stiele ein älterer Blastostyl, der bereits eine Anzahl Gonophoren entwickelt hat.

Etwas abweichend erweist sich die noch jüngere Blastostylanlage in Fig. 32. Äußerlich macht sie sich noch nicht durch eine Erhabenheit über die Stielrundung bemerklich, obwohl bereits mit der Auflösung des Perisarks begonnen wurde. Das Ektoderm der Knospungszone ist merklich verdickt, das interstitielle Gewebe umfangreicher entwickelt und in reger Thätigkeit. Die Stützlamelle ist deutlich nachweisbar und trennt scharf die beiden Blätter. Im Entoderm fallen die beiden großen Eizellen auf, von denen die eine peripher, die andere mitten durchschnitten ist. Durch sie ist die regelmäßige Anordnung der übrigen Entodermzellen gestört. Diese wölben sich auf der inneren Seite über die Eizellen, so dass die letzteren an der Begrenzung des Gastrovasculararraumes nicht theilnehmen. Die inneren Enden der Entodermzellen erscheinen daher stark verbreitert, die Mitteltheile, die zwischen den Eizellen liegen, stark verdünnt. An der Stützmembran liegen wiederum einige kürzere interstitielle Entodermzellen. Der Gegensatz zu dem vorhin beschriebenen Verhalten besteht darin, dass hier die Eizellen, abgesehen davon, dass sie etwas größer sind, im Entoderm bis in das Centrum der jungen Blastostylanlage emporgelangt sind und nicht auf den unteren Rand beschränkt erscheinen. Nur auf wenigen Schnitten war die noch sehr junge Knospenanlage nachweisbar.

Die weitere Entwicklung der Knospe ist bereits durch Weismann festgestellt worden. Er hebt sehr richtig hervor, dass sehr frühzeitig die Eizellen in ihr sich nachweisen lassen und dass diese »stets auf der Entodermseite der Stützlamelle sich halten.« Man versteht nunmehr diese Erscheinung, da nur dort ein Blastostyl knospen kann, wo bereits die Eizellen im Entoderm der Knospungszone liegen.

II. Die Knospung bei Obelia gelatinosa.

Das Knospungsgesetz, das Lang für die Sprossung von Polypenformen aufgestellt hatte, konnte nur dann allgemeinere Bedeutung beanspruchen, wenn es sich auch bei der Bildung einer Medusenform nachweisen ließ. Nachdem nunmehr aber für Polypen erwiesen worden ist, dass dasselbe nicht statt hat und dass beide Keimblätter am Knospenaufbau theilnehmen, wird für die Medusenbildung von vorn herein ein Gleiches angenommen werden dürfen. Um aber jeglichem Einwand im Voraus zu begegnen, dass vielleicht doch die Medusen, im Gegensatze zu den Polypen, nach der von Lang beschriebenen Art und Weise entstehen könnten, möchte ich an dieser Stelle noch meine Beobachtungen hinzufügen, die ich an *Obelia* über die Medusenknospung am Blastostyl des Gonangiums angestellt habe. Die Vorgänge liegen hier so überaus klar und einfach, dass jeder Zweifel an den wirklich sich vollziehenden Entwicklungserscheinungen, in so fern er überhaupt noch bestehen sollte, beseitigt werden muss.

Bekanntlich wurzeln die Gonangien der *Obelia* in der Basis der vereinzelten, nicht zu einem Stamme auswachsenden Hydranthen. An dem freien Ende lösen sich die reifen Medusen ab, während im unteren Theile rings herum um den Stiel immer neue Knospen sich anlegen. Die jüngsten Knospenstadien findet man auch in alten Gonangien immer noch über deren Wurzeln (Fig. 33, Taf. IX). Wenige gut konservirte, ältere Stücke genügen daher, um alle Stadien der Medusenbildung in lückenloser Reihe zu erhalten.

In jungen Gonangien (Fig. 34), die sich in Deckenplatte und Blastostyl eben sonderten, findet man nur an der Spitze des letzteren einige wenige der frühesten Knospenstadien. Die beiden ältesten derselben erscheinen als kleine buckelförmige Ausstülpungen beider Leibesschichten. Die Achse des Gonangiums bildet keine gerade Linie, sondern verläuft, namentlich in ihrem basalen Theile, stark gekrümmt, und zwar in einer solchen Weise gekrümmt, dass sich durch sie nicht mehr eine Ebene legen lässt. In Folge dieser Raumkrümmung sieht man niemals in einem Schnitte das ganze Gonangium in seiner gesammten Länge getroffen.

Noch etwas jünger als das in Fig. 34 gezeichnete Gonangium ist das in Fig. 36 im Längsschnitt getroffene. Im ganzen Bereich des Blastostyls sind beide Keimschichten äußerst scharf von einander getrennt, obwohl hier und auch in älteren Stadien eine trennende Stützmembran nicht überall in meinen Präparaten zu erkennen war. Was den gesammten Knospungsvorgang so deutlich macht, ist der bedeutende Unterschied der Kerne in beiden Blättern. Im Entoderm sind sie ansehnlich groß und in Karmin oder Hämatoxylin nur schwach färbbar; im Ektoderm erscheinen sie viel dunkler und sind bedeutend kleiner (vgl. alle folgenden Abbildungen). Auch die in Theilung begriffenen Kerne fallen im Entoderm durch bedeutendere Größe auf. Ferner liegen stets die Kerne im Ektoderm dichter neben einander als im inneren Keimblatt. Dieses letztere ist überall ein einschichtiges Epithel.

In dem in Fig. 36 gezeichneten Stadium ist am oberen Blastostylende die Knospungsanlage erst durch eine Ektodermverdickung angedeutet. Diese ist wohl zu unterscheiden von den reifenförmigen, verdickten Ektodermwülsten an der Basis des Gonangiums, welche den Querrunzeln der Gonotheca entsprechen und zur Knospenbildung keine Beziehung haben. Das Lumen des Blastostyls, das sich nach unten zu stark verengt und stellenweise ganz geschwunden erscheint, ist mit einer breiartigen Nährflüssigkeit erfüllt. Diese besitzt übrigens zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Individuen sehr wechselnde Beschaffenheit. Manchmal ist sie so dicht, dass sie sich ganz deutlich färbt und protoplasmaähnlich erscheint, ein ander Mal ist sie ganz hell und so wasserreich, dass sie sich kaum nachweisen lässt.

Deutlicher sieht man die Knospenanlagen an der Spitze eines etwas älteren Gonangiums, das Fig. 37 u. 38 im Längsschnitt getroffen zeigen. Überall, bis in die Wurzelregion sind beide Keimschichten äußerst deutlich geschieden. In Fig. 37 tritt die junge Knospe eben als eine kleine Erhebung am Blastostyl hervor, und auch das Entoderm hat eine flache Ausstülpung getrieben. Während das innere Blatt von allem Anfange an einschichtig erscheint und auch während der weiteren Knospungsstadien stets einschichtig bleibt, tritt im Ektoderm schon auf diesen frühen Stadien Mehrschichtigkeit auf. Diese letztere wird an der Knospenspitze bekanntlich dadurch bedingt, dass daselbst später der Glockenkern sich einstülpt; dazu kommt, dass sehr frühzeitig an der äußeren Seite das einschichtige Faltenblatt vom Ektoderm sich abspaltet und jede einzelne Knospe umhüllt.

Etwas vorgeschritten sieht man die junge, dicht unter der Deckenplatte des Gonangiums liegende Knospe in Fig. 38. Die buckelförmige Hervorragung ist etwas höher geworden; im Übrigen aber sind die histologischen Verhältnisse in beiden Blättern die gleichen geblieben. —

Ergiebt sich somit mit Bestimmtheit schon für die erste Knospenbildung an der Spitze junger Gonangien die Kontinuität der beiden Keimblätter, so lässt sich ein Gleiches für die späteren Medusenknospungen im unteren Blastostylabschnitt alter Gonangien mit gleicher Sicherheit leicht erweisen. Würde wirklich, wie nach Lang's Angaben über Polypen zu erwarten war, das Entoderm für jede Meduse durch eine besondere neue Einwucherung vom Ektoderm aus gebildet werden, so müssten, bei der großen Zahl Medusenknospen, in jedem älteren Gonangium unterhalb der Knospenerhebungen diese Einwanderungen von Ektodermzellen jederzeit vor sich gehen. Die basalen Theile schieben sich allmählich in die Höhe, und man bemerkt dann an den Stellen, die vordem ohne jede Andeutung von Knospen waren, deutliche Medusenanlagen. Ich habe also zunächst mit größter Sorgfalt die unteren Abschnitte der Gonangien untersucht; das Ergebnis war überall das gleiche: nirgend findet eine Einwucherung des Ektoderms in das Entoderm und eine vollständige Auflösung des letzteren statt. Etwas erschwert wird die Untersuchung durch die Krümmung des Basaltheiles, die in alten Gonangien noch stärker hervorzutreten pflegt als in den jugendlichen. Bemerkenswerth ist ferner das ziemlich häufige Vorkommen von Nesselkapseln im Ektoderm der Blastostylwurzeln.

Fig. 39 zeigt einen Längsschnitt durch den unteren Blastostylabschnitt eines alten Gonangiums. Nahe über dem oberen Ende der Zeichnung waren kleine Knospenausstülpungen zu sehen, denen ähnlich, die später in Fig. 48 u. 49 beschrieben werden sollen. Hier müssen also die Vorbereitungen zu neuen Knospenbildungen getroffen werden. So wie in den jüngsten Gonangien sind aber beide Keimblätter scharf getrennt; das Entoderm ist durchaus einschichtig, das kleinkernige Ektoderm zeigt die verdickten Stellen. Bei der weiteren Streckung des Blastostyls können diese sich noch ausgleichen und auch verschieben, so dass die in Fig. 39 gezeichneten Erhebungen wohl kaum die definitiven Knospenanlagen darstellen. In der das Entodermlumen erfüllenden Nährmasse fallen einzelne abgelöste Zellfragmente und Zellen, die zum Theil Kerne führen, auf. Sie verfallen später der Resorption und sind den abgeworfenen Zellen im Gastrovascularraum von *Eudendrium* zu vergleichen.

Die Querschnitte durch die Gonangiumbasis zeigen recht verschiedene Bilder, je nachdem eine verdickte Ektodermzone oder ein Zwischenstreifen getroffen ist. An besonders eng eingeschnürten Stellen kann das innere Lumen vollständig schwinden und durch Verschiebungen der Entodermzellen dann vorübergehend ihre epitheliale Anordnung ganz gestört werden. Fig. 40—45 zeigen eine Anzahl derartiger Schnitte. In manchen Fällen hebt sich das Ektoderm in Folge der Präparation vom Entoderm weit ab (Fig. 40), und dann kann über die vollkommene Trennung beider Blätter kein Zweifel bestehen. Da, wo dagegen das Gonangiumblastostyl sich eingeschnürt zeigt, erscheinen Ektoderm und das solide Entoderm dicht an einander gepresst, aber stets deutlich gesondert (Fig. 44, 45). In ganz benachbarten Schnitten sieht man das Entodermlumen sehr verschieden weit (Fig. 42, 43) oder auch ganz geschwunden. Vereinzelte Nesselkapseln trifft man gelegentlich ziemlich hoch über der Gonangiumwurzel in nächster Nachbarschaft der Ektodermkerne.

Über diesem Basaltheile trifft man in kontinuirlicher Folge alle Stadien der Medusenknospung. In Fig. 46 sieht man den Beginn der Knospung. Das Ektoderm ist verdickt, weil die Zellen etwas länger geworden und eine Anzahl Kerne in die Tiefe gerückt sind, um sich zu theilen. Auch im Entoderm dieser Region bemerkt man einen etwas tiefer gelegenen, zur Theilung bereiten Kern. Ein Zweifel, ob Zellen diesem oder jenem Keimblatt angehören, ist ausgeschlossen.

Etwas weiter vorgeschritten ist das Stadium Fig. 47. Die Entodermzellen der Knospungsregion sind etwas länger als die benachbarten und bilden eine kleine Ausstülpung. Das Ektoderm besteht aus kleineren Zellen, die meist in zwei Schichten über einander liegen. In der ganzen Knospungszone herrscht eine deutliche Trennung der beiden Blätter.

In dem in Fig. 48 abgebildeten Stadium ist die Knospenanlage etwas vergrößert; im Übrigen aber sieht man nur die bereits beschriebenen Verhältnisse.

In Fig. 49 springt die Knospe noch stärker am Blastostyl hervor. Es zeigt sich nunmehr deutlicher als auf den vorhergehenden Stadien, dass die Ausstülpung der beiden Keimblätter nicht senkrecht zur Stielachse, sondern schräg nach oben gerichtet ist.

Fig. 50 zeigt ein beträchtlich weiter vorgeschrittenes Entwicklungsstadium im Längsschnitt. Die Knospe ist bedeutend umfangreicher geworden, ihr Entodermrohr erscheint ansehnlich weit und steht mit dem Lumen im Blastostyl in weitem Zusammenhang. Das mehrschichtige Ektoderm ist scharf gesondert und auch in histologischer Beziehung auffallend verschieden. An der äußeren Seite hat sich von ihm ein einschichtiges, aus platten Zellen zusammengesetztes Epithel abgespalten. welches als Faltenblatt die sich entwickelnde Knospe umhüllt. Auf einem Nachbarschnitt zeigt sich der Glockenkern an der Spitze der Knospe etwas deutlicher ausgebildet als in dieser Abbildung.

Einen Querschnitt durch einen Blastostyl mit einer nur wenig jüngeren Knospe zeigt Fig. 51. Man bemerkt, dass nur da das Ektoderm umfangreicher entwickelt ist, wo die Knospen sich bilden; in den Zwischenzonen liegt es als ein plattes Epithel über dem Entoderm des Blastostyls, welches an allen Stellen seine alte Beschaffenheit fast unverändert bewahrt. In Folge der oben erwähnten Schrägrichtung der Knospenausstülpung zeigen die Querschnitte die Formen der Knospen in einer weniger übersichtlichen Weise als die Längsschnitte. Die Sonderung der Keimblätter ist aber in jenen nicht minder deutlich zu erkennen als in diesen. —

Eizellen habe ich im Bereiche des Blastostyls im Gonangium und auch in den jungen Medusenknospen eben so wenig auffinden können wie Weismann. Nur ein einziges Mal habe ich an der Wurzel eines alten Gonangiums, da wo dieses in den Hydranthenstiel übergeht, einige Zellen im Entoderm aufgefunden, die in ihrem Aussehen jungen Eiern ähnlich waren. Fig. 35 zeigt einen Schnitt durch diese Region abgebildet. Die Kerne waren bläschenförmig, bedeutend heller und größer als in den unmittelbar benachbarten Zellen, aber doch nicht so umfangreich, dass man nicht hin und wieder an anderen Stellen des Blastostyls in ganz normalen Entodermzellen gleich große ruhende Kerne hätte finden können. Sie fielen, abgesehen von ihrer Helligkeit, besonders desshalb mehr auf, weil die Nachbarkerne gerade durchweg verhältnismäßig klein waren. Auch der Nucleolus war etwas größer als in den anderen Entodermkernen. Der Zellkörper ließ um den Kern einen stärker färbbaren, protoplasmareicheren Hof erkennen. Im übrigen Theile des Blastostyls und in den Medusenknospen suchte ich vergebens nach solchen Zellen, und es ist also kaum anzunehmen, dass sie weiterhin noch zu reifen Eiern sich ausbilden könnten.

Mir schien dieser Fall desshalb erwähnenswerth, weil Varenne (Arch. Zoolog. expérim. Vol. X 1882) für *Obelia* eine Entstehung der Eizellen im Entoderm des Cönosarks angenommen hatte. Weismann hat in Rücksicht auf diese Angaben *Obelia* besonders eingehend untersucht, fand aber nirgend im Stöckchen Eizellen, sondern nur »größere, stärker tingirbare Zellen, wie ich sie bei *Corydendrium*, *Eudendrium* und vielen anderen Tubulariden erwähnt und provisorisch als Plasmazellen bezeichnet habe. Diese begrenzen auch die Leibeshöhle und zeigen schon allein dadurch, dass sie mit Geschlechtszellen nichts zu thun haben« (p. 157). Ob dieses letztere Moment allein zur Widerlegung hinreicht, scheint mir, falls es sich um eine Umbildung von Entodermzellen zu Eiern handeln sollte, doch einigermaßen fraglich. Dass auch für die von mir erwähnten Zellen eine Ähnlichkeit mit »Plasmazellen« besteht, geht schon aus meiner Beschreibung hervor. Sie unterscheiden sich von solchen aber doch ein wenig durch die Beschaffenheit des Kernes. Jedenfalls standen jene Zellen am Beginne ihrer histologischen Differenzirung und erwiesen sich noch nicht so eigenartig geformt, dass ihre Deutung in einer jeden Zweifel ausschließenden Weise möglich gewesen wäre. Die Ausbildung zu reifen Eiern schließt wohl schon die Lage aus, und in Rücksicht darauf würde die Deutung als etwas abnorm gebaute, jugendliche »Plasmazellen« verständlicher erscheinen.

III. Allgemeine Bemerkungen.

Durch die vorliegende Untersuchung ist es für *Eudendrium* und *Obelia*, durch Braem inzwischen für *Hydra* und andere Hydroidpolypen nachgewiesen, dass, so wie es die älteren Beobachtungen gelehrt haben, beide Keimblätter am Knospenaufbau sich betheiligen und die Lang-schen Angaben somit nicht zutreffend sind. Es dürfte nicht ohne Interesse sein, nachzuforschen, wie diese irrthümliche Auffassung entstehen und selbst Weismann, trotz seiner großen Erfahrungen auf dem Cölenteratengebiete, sich täuschen konnte. Freilich darf dabei das Eine nicht übersehen werden, dass der Lehrer immerhin nur eine bedingte Garantie für die Zuverlässigkeit der Arbeiten seines Schülers übernehmen kann. Wohl selten wird es ihm möglich sein, die Zeit zu finden, um eine bis ins Detail gehende Nachprüfung vorzunehmen, sondern er wird sich meistens darauf beschränken müssen, die Präparate durchzusehen, die ihm als die beweisenden vorgelegt werden.

Eine wichtige Veranlassung zu der eigenthümlichen Auffassung der Knospungsvorgänge scheint für Lang der Umstand gewesen zu sein, dass er im Entoderm keine Zelltheilung auffinden konnte. Ein Gewebe, in welchem Theilungen fehlen, würde allerdings unfähig erscheinen müssen, so tief gehende Entwicklungserscheinungen darzubieten wie das Entoderm der Knospen. Aber bereits Braem hat mit Recht betont, dass es an Theilungen im Entoderm nicht fehlt, und für Hydra behauptet: »Ich kann versichern, dass auf jedem Stadium der Knospung

Theilungsfiguren im Entoderm auftreten und dass sie hier verhältnismäßig nicht seltener sind als im Ektoderm. An und für sich mag die Zahl der Kinesen im Entoderm freilich etwas geringer sein. Aber auch die Zahl der Zellen ist kleiner, weil die einzelne Entodermzelle einen viel größeren Raum einnimmt als die Zelle des Ektoderms« (p. 149). In der vorliegenden Darstellung habe ich wiederholt Gelegenheit genommen, auf die entodermalen Theilungen bei *Eudendrium* und *Obelia* hinzuweisen, so dass die Wachsthums- und Umbildungsfähigkeit dieser Schicht nichts Unverständliches bietet.

Lang, der diese Erscheinungen übersah, suchte nach einer anderen Erklärung für die Umbildungsfähigkeit des Knospenentoderms und glaubte sie in dem ektodermalen Ursprung des letzteren gefunden zu haben. Es war aber noch ein zweiter Irrthum, der ihn veranlasste, in der hier angedeuteten Richtung zu suchen. Ich muss diesen noch hervorheben, um das Ergebnis seiner Untersuchung begreiflich zu machen.

Der Irrthum liegt darin, dass Lang eine vollständige Auflösung des alten Entoderms in der Knospungszone beobachtet zu haben glaubte. Bei den verschiedenen Formen vollzieht sich dieser Process nach seinen Beobachtungen im Wesentlichen in der gleichen Weise. Zuerst erfolgt eine Lockerung des epithelialen Verbandes, die einzelnen Zellen lagern sich dann wirr durch einander, werden in den Gastrovascularraum abgestoßen und verfallen allmählicher Resorption. Dass ein solcher Vorgang, wenigstens in diesem Umfange, nicht vorkommt, ist aus meiner Darstellung klar geworden. Richtig ist es, dass einzelne Entodermzellen abgestoßen werden können. Jedoch ist dieses Vorkommen durchaus nicht, wie wir gesehen haben, auf die Knospungszone und die Zeit unmittelbar vor Beginn der Knospenerhebung beschränkt, sondern kann jederzeit an den verschiedensten Stellen im Entoderm stattfinden. Niemals werden größere Entodermflächen oder gar die Region der späteren Knospungszone abgeworfen; sehr oft unterbleibt sogar in dieser jeder Austritt von Entodermzellen durchaus, und die Innenseite des Entoderms erscheint ganz glatt (vgl. Fig. 30, Taf. VIII). In anderen Fällen wieder werden noch einzelne Zellen abgestoßen, wenn die Knospenerhebung ziemlich weit vorgeschritten ist. Dies geschieht am Knospengrund (Fig. 24, Taf. VIII), wo doch — nach Lang — bereits das neugebildete Knospenentoderm liegen müsste, so dass ein weiteres Platzschaffen für noch folgende Einwanderungen überflüssig scheint.

Lang hat sich also durch das Abstoßen vereinzelter Zellen des Entoderms täuschen lassen. Er hat diesen Vorgang in eine bestimmte

Zeit (unmittelbar an den Beginn der Knospung) und an einen ganz bestimmten Ort (die Knospungsregion) verlegt, dort aber ihm eine allgemeine Bedeutung zuerkannt, die ihm in Wirklichkeit nicht zukommt.

Eigentlich nur als eine nothwendige Folge dieser beiden Irrthümer erscheint es, wenn Lang die Neubildung des Knospenentoderms vom interstitiellen Gewebe des Ektoderms aus behauptet. Aber es entsteht die Frage, welche Beobachtungen vermeintlicher Thatsachen diese Annahme ihm zu begründen schienen. Dass die Beschaffenheit der jungen Entodermzellen in der Knospungszone, die zwischen den großen liegen und aus Theilungen hervorgegangen sind oder zu solchen führen, einen solchen Schluss nicht erlaubt, habe ich oben bereits ausgeführt. Mit Recht hat schon Braem diesen Einwand erhoben. Diese interstitiellen Entodermzellen gehören von allem Anfange an diesem Keimblatte an und sind nicht erst von außen her eingewandert.

Die Ähnlichkeit der Zellen allein ist es aber auch gar nicht, durch welche Lang seine Auffassung begründet. Vielmehr reproducirt er eine Anzahl Abbildungen, welche die Bildung des Knospenentoderms vom Ektoderm erweisen sollen. So wie Braem ist es auch mir sofort bei der Durchsicht der Lang'schen Abhandlung aufgefallen, dass die eigentlich beweisenden Befunde in solchen Schnitten liegen, die die Knospenanlage schräg getroffen haben. Einmal sind es Längsschnitte, die nicht median das Centrum der Knospe, sondern lateral deren Randpartie getroffen haben, sodann Querschnitte, die ebenfalls nicht die Mitte, sondern die Peripherie der Ausstülpung durchsetzen, welche die Einwanderung der interstitiellen Ektodermzellen in das Entoderm lehren sollen. In den allerersten Stadien der Knospung soll nun allerdings auch in der Mitte der Anlage das Eintreten der Ektodermelemente zu beobachten sein, aber überzeugend hat das Lang nicht dargestellt. Solche Bilder, wie sie Lang in Fig. 2 und nach ihm Weismann (Das Keimplasma p. 207), allerdings wie er hinzufügt »frei schematisirt«, gezeichnet haben, konnte ich nirgend entdecken. Die betreffenden Präparate mögen durch die vorhergegangene Behandlung gelitten haben, und die Zeichnungen dürften vielleicht überdies nur Schnitte darstellen, welche die Randpartie einer jüngeren Knospe getroffen hatten, während das Centrum derselben nicht gefasst worden war.

Wiederholt erwähnt Lang, dass zuerst in der Mitte der Knospenanlage die neue Entodermschicht sich bilde und dass später nur noch am peripheren Rande die Einwanderung der interstitiellen Ektodermzellen andauere. Hier fände man demnach noch in älteren Stadien die gleichen Verhältnisse wie im Centrum der jüngsten. Es bedarf aber wohl kaum eines weiteren Beweises, dass bei der starken Krümmung der Keimblätter in der Knospungsregion die Schnitte, die nicht gerade durch die Mitte gehen, selbst solche Stellen der Epithelien, die einschichtig wären, mehrschichtig zeigen müssten und dass die Stützlamelle so schräg durchschnitten wird, dass sie — da jedem Schnitte eine gewisse Dicke zukommt — von darüber und darunter liegenden Gewebstheilen beider Keimblätter bedeckt werden muss. Dadurch kann selbst die scharfe Trennung zwischen diesen letzteren undeutlich und verschwommen werden. Nur die Schnitte, die durch die Mitte der Anlage gehen, zeigen die Verhältnisse in typischer Klarheit, obwohl auch die anderen, wenn man sie nur richtig zu deuten weiß, mancherlei Aufschlüsse geben.

Lang ist in seiner Untersuchung zu dem Ergebnis gelangt, dass die Polypenknospung nicht von einer, sondern von vielen sich theilenden Ektodermzellen ausgehe. Die Bildung des definitiven Knospenentoderms wäre am besten der multipolaren Entodermbildung in der Embryonalentwicklung zu vergleichen. Aus rein theoretischen Gründen geht Weismann in seinem Buche »Das Keimplasma« über dieses Resultat hinaus, indem er folgende Gedanken entwickelt: »Jede Knospe wird ursprünglich nur von einer Zelle ausgehen, wenn sich dies auch bisher nicht direkt nachweisen ließ, und bei der ersten oder doch bei den ersten Theilungen der die Knospung hervorrufenden Zelle wird sich die Determinantengruppe des Ektoderms von der des Entoderms trennen, und die Träger der letzteren werden durch die sich auflösende Stützlamelle in das alte Entoderm einwandern« (p. 208). Es ist nicht zu bestreiten, dass aus den Lang'schen Angaben die Möglichkeit sich folgern lässt, dass jede Knospe in letzter Instanz aus nur einer Zelle entstehe. Denn die Ektodermzellen, welche in der Knospungszone dicht neben einander liegen, können in einem früheren Entwicklungsstadium sehr wohl durch ein Element vertreten gewesen sein, aus dem sie in auf einander folgenden Theilungen hervorgegangen sind.

Diese Urzelle der Knospe, darin stimme ich mit Braem vollkommen überein, könnte nur als Spore gedeutet werden. Für ein parthenogenetisches Ei kann sie nicht angesehen werden; aber nicht aus dem Grunde, weil sie vermuthlich befruchtungsunfähig wäre, sondern desshalb, weil sie — ganz abgesehen von den bedeutenden Unterschieden, die in den Zellkörpern vorhanden sein müssten — einmal in der Kernstruktur vom Keimbläschen des Eies ganz erheblich abweichen müsste und zweitens keine Andeutung von Richtungskörperchenbildung zeigen würde. Gerade dieses letztere Moment muss in die Definition des Sporenbegriffes aufgenommen werden.

Der zweite Gedanke, der in dem oben angeführten Citate von Weismann ausgedrückt ist, entspricht vollkommen der Grundidee seiner Theorie vom Keimplasma. Die Zellen des interstitiellen Ektoderms, welche in das Entoderm einwandern, sollen qualitativ von den zurückbleibenden verschieden sein, denn die ersteren enthalten die Determinantengruppen des Entoderms, die letzteren die des Ektoderms. Offenbar sind — nach Weismann's Ansicht — diese Qualitätsverschiedenheiten durch die direkte Beobachtung nicht zu erweisen, denn Lang, auf dessen Beobachtungen Weismann's theoretische Auffassung sich gründet, hatte gerade aus der vermeintlichen Identität beider Zellarten auf ihren gemeinsamen Ursprung im Ektoderm geschlossen. Übrigens rechtfertigt auch die von Lang gegebene Darstellung, dass die Knospenentodermbildung nach multipolarer Art während eines längeren Zeitraums an den verschiedensten Stellen einer verhältnismäßig umfangreichen Region erfolge, nicht ganz Weismann's Ansicht, dass schon die ersten Theilungen der »Knospenurzelle« Ektoderm und Entoderm sonderten.

Nachdem nunmehr Lang's Angaben widerlegt worden sind, wird wohl Niemand an der theoretischen Auffassung über die Cölenteratenknospung festhalten wollen, die auf jene hin begründet wurde. Wer mit Weismann ein besonderes »Knospungs-Keimplasma« annimmt, wird sich dazu verstehen müssen, dasselbe nicht auf die interstitiellen Zellen des Ektoderms beschränkt sein zu lassen, sondern anzunehmen, dass es auf beide Keimblätter vertheilt sei. Die Schwierigkeit, sich vorzustellen, »wieso nun doch die Knospung so fest und gesetzmäßig an ganz bestimmten Stellen des Polypen und Polypenstockes erfolgen könne, wie es doch thatsächlich in so vielen Fällen geschieht«, hat Weismann zwar dazu veranlasst, zu untersuchen, ob nicht die alten Angaben über die Vorgänge bei der Cölenteratenknospung unrichtig seien, da sie es aber nicht sind, bleibt diese Schwierigkeit in vollem Umfange bestehen.

Schwer begreiflich ist aber der Knospungsprocess der Cölenteraten nur für den, der auf dem Standpunkte Weismann's steht und ein besonderes »Knospungs-Keimplasma« annimmt mit besonderen Determinantengruppen für Ektoderm und Entoderm. Weismann stellt sich vor, dass bestimmten Zellen und Zellfolgen »ein Neben-Idioplasma beigegeben ist, welches sämmtliche Determinanten der Art enthält, also Keimplasma ist, wenn es vielleicht auch nicht völlig identisch mit Keimplasma ist« (p. 208) und nennt dasselbe »Knospungs-Keimplasma«. Es verharrt zunächst inaktiv, bis es endlich »nach einer bestimmten Reihe von Zelltheilungen, wie sie durch das Wachsthum des Polypen bedingt sind, zur Herrschaft in einer der Zellen-Nachkommen gelangt und somit die Knospung hervorruft«. Da nun aber bei den Cölenteraten beide Keimblätter bei der Knospung sich betheiligen, müssen alle Determinanten des Ektoderms und Entoderms mindestens in je einer Zelle eines jeden Blattes enthalten sein, und nur dann könnte eine Knospe entstehen, wenn beide Zellen »gerade zufällig genau an derselben Stelle über einander zu liegen kämen« (p. 206).

In der That wäre es »schwer vorstellbar«, wie unter solchen Umständen — wenn wirklich in jener Art bestimmte Zellen in diesem und jenem Keimblatt bei der Knospung vorhanden sein müssten — die ungeschlechtliche Fortpflanzung überhaupt noch zu Stande kommen könnte. Die Zellen, welche später in die Knospe übergehen, unterscheiden sich in den von mir beschriebenen Fällen in nichts von den benachbarten, welche sich an der Knospung nicht betheiligen, und ich sehe daher keinen Grund, sie mit einem besonderen, nur ihnen zukommenden »Knospungs-Keimplasma« ausgestattet zu betrachten. Zudem sind Fälle genug bekannt, in welchen an ganz beliebigen Stellen des Polypenkörpers Knospen aufgetreten sind.

Der naturgemäße Schluss aus diesem Vorkommen scheint mir nun der zu sein, dass wenigstens die jugendlichen Zellen beider Keimblätter überall latent die Fähigkeit besitzen müssen, in die Knospenbildung einzutreten. Dass sie nicht alle gleichzeitig diese Fähigkeit zum Ausdruck bringen, ist selbstverständlich, schon desshalb, weil das Heranwachsen und die Ernährung nur einer beschränkten Zahl Knospen möglich ist. Da, wo die Bedingungen zur Entwicklung die günstigsten sind, wird die Knospenbildung vornehmlich erfolgen. Im Allgemeinen werden die günstigsten Bedingungen bei verschiedenen Individuen derselben Art und auch bei nahe verwandten Formen immer an denselben Körperstellen liegen, und das muss sich in dem Auftreten einer fest bestimmten Knospungszone äußern. Gewisse Variationen derselben sind überall leicht nachzuweisen, und in dieser Beziehung sei daran erinnert, was ich oben (p. 155) über *Eudendrium* erwähnt habe. Das gelegentliche Auftreten von Gonophoren am Köpfchen der Hydranthen, die abnorme Bildung von Blastostylen an bereits wohl entwickelten Blastostylen bei *Eudendrium*, die Bildung von zwei Gonangien an einem Hydranthenstiel bei *Obelia* und eine ganze Reihe anderer Vorkommnisse bezeugen die über den ganzen Körper verbreitete Knospungsfähigkeit dieser Polypen.

Nun wird freilich Weismann einwenden können, es sei die Knospungsfähigkeit nur scheinbar über alle Zellen verbreitet, in Wirklichkeit seien es doch nur gewissermaßen verirrte, besonders geartete

Zellen mit aufgespeichertem Knospungs-Keimplasma, welche die Sprossung bedingen. Für Bryozoen habe ich bei *Pedicellina* nachgewiesen, dass die Regeneration der Köpfchen unter Umständen auch an der Basis eines alten Stieles, da wo nur ein plattes Epithel sich ausdehnt, erfolgen könne und dass aus derselben Region gelegentlich ganze neue Thierchen sprossen. Auch hier müsste also das Knospungs-Keimplasma (mit Ausschluss der Mesodermdeterminanten) auf ektodermale Plattenzellen vertheilt sein, ohne sich nachweisen zu lassen und ohne die Zellen zu hindern, einen histologisch so bestimmt differenzirten Charakter anzunehmen.

Nach Weismann selbst ist die Aussicht vorhanden, dass die Verschiedenheit von Ei- und Knospen-Keimplasma und die Besonderheiten, welche die durch Generationswechsel sich fortpflanzenden Formen von den übrigen unterscheiden, durch die mikroskopische Beobachtung im Kerne festgestellt werden könnten; wenigstens in solchen Fällen, in welchen die beiden Generationen, wie Medusen und Polypen, sich wesentlich von einander unterscheiden. Hier müssen, wie Weismann ausführt, Ei- und Knospen-Keimplasma in fast allen ihren Determinanten verschieden sein, auch in deren Zahl, »denn die Meduse ist mit einer Menge von Theilen und Organen ausgerüstet, die der einfachere Polyp nicht besitzt. Wir werden also hier zweierlei ganz verschiedene Ide anzunehmen haben, welche in gleicher Anzahl das Keimplasma zusammensetzen, und deren Aktivitäts-Perioden mit einander abwechseln. Die Ide des später entstandenen Neben-Keimplasmas müssen größer sein, weil sie zahlreichere Determinanten enthalten, als die Ide des Keimplasmas. Es scheint nicht unmöglich, dass wir dereinst im Stande sein werden, diese Größenunterschiede direkt mit dem Mikroskop nachzuweisen, wenn wir erst Sicherheit darüber haben werden, ob in der That jene als Mikrosomen bezeichneten Körner der rosenkranzartig zusammengesetzten Kernstäbchen die Ide sind. Auch die Gesammtzahl der Kernstäbchen oder Idanten wird möglicherweise eine Bestätigung der Theorie bringen können, in so fern es wahrscheinlich ist, dass bei Arten mit Generationswechsel die Ide, und also auch wohl die Idanten, sich während der Entstehung derselben verdoppelt haben« (p. 238).

Die weite, heuristische Bedeutung dieser theoretischen Anschauung wird nicht leicht zu verkennen sein. Es wird sich dann aber auch wohl die Frage erheben, ob sich denn nicht auch die mit dem Knospungs-Keimplasma angeblich versehenen Zellen bei Bryozoen und Cölenteraten zwischen den bestimmt differenzirten Körperzellen nachweisen lassen müssten. In dem oben für *Pedicellina* angeführten Falle müssten die ektodermalen Plattenzellen, die zur Knospung unfähig wären, sicher sehr eigenartiges Idioplasma besitzen, während die zur Knospung fähigen überaus zahlreiche Determinanten (für Ektoderm und Entoderm) tragen sollten. Das Vorkommen einer Knospenurzelle bei Cölenteraten ist nunmehr zwar widerlegt, und das »Knospungs-Keimplasma« vertheilt sich auf Zellen beider Keimblätter, trotzdem müssten diese aber, namentlich die Ektodermmutterzelle der Knospe, durch die Determinantenzahl von den benachbarten wesentlich verschieden sein. Im Hinblick darauf, dass der durch Knospung entstandene Nebenhydranth von *Eudendrium* an einer neu gebildeten Keimzone selbständig im Ektoderm Geschlechtszellen entwickeln kann, so wie es bei der Medusenknospung von *Obelia* stattfindet, müsste die Ektodermzelle, aus welcher das Knospenektoderm entsteht, auch noch alle Ide des »Stamm-Keimplasmas« führen.

Bei der Annahme eines besonderen »Knospungs-Keimplasmas« setzt man also nothwendigerweise eine außerordentliche Verschiedenheit der uns ganz gleichartig erscheinenden Zellen voraus, und zwar dicht benachbarter Zellen, die sich in ihrer ganzen Entstehungsgeschichte während der Ontogenese des Thieres ganz gleichartig verhielten — so weit wenigstens unsere gegenwärtigen optischen Hilfsmittel reichen. Ob eine derartige Voraussetzung große Wahrscheinlichkeit für sich habe, mag unerörtert bleiben. Allgemeine Zustimmung werden aber Weismann's Ansichten über die Knospenbildung im Thierreich erst dann beanspruchen können, wenn der Beweis geliefert sein wird, dass jene qualitativen Unterschiede thatsächlich bestehen.

Berlin, Ende Februar 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

b, Blastostylanlage am Nebenhydranthenstiel;
c, Cnidophor am Hydranthenkopf von Eudendrium racemosum;
dp, Deckenplatte des Gonangiums von Obelia;
ec, Ektoderm;
en, Entoderm;
f, Faltenblatt um die Medusenknospen im Gonangium;
gn, Gonangium, resp. der Blastostyl desselben;
gt, Gonotheca;
h, Hydranthenknospe;
hd, Hydranth der Obelia;

hh, Haupthydranthenstiel resp. dessen Fortsetzung in den Hauptast von Eudendrium;
hk, Hydranthenkopf;
iz, interstitielle Zelle des Ektoderms bei Eudendrium; in Auswanderung (?) begriffen (Fig. 19);
kz, Knospungszone;
m, Medusenknospe im Gonangium von Obelia;
nh, Nebenhydranthen bei Eudendrium. Der Reihenfolge ihres Auftretens nach mit *I—VI* bezeichnet;
nk, Nesselkapsel;
o, Eizellen;
p, Perisark;
pz, Plasma oder Drüsenzellen des Entoderms;
st, Stützlamelle.

Sämmtliche Abbildungen wurden mit der Camera lucida gezeichnet. Die Darstellung der Schnitte von *Eudendrium* auf Taf. VII u. VIII unterscheidet sich in so fern von den wirklichen mikroskopischen Bildern, als diese zwischen den einzelnen protoplasmatischen Zellkörpern feine helle Grenzräume zeigen, während auf den Tafeln die Zellgrenzen schwarz gezeichnet sind. — Alle stärkeren Vergrößerungen beziehen sich auf Zeiss'sche Apochromatsysteme, und zwar entsprechen:

$$\text{Objekt. (homogene Immersion) 2,0 mm, 1,30 n. Ap.}\begin{cases}\text{Comp. Oc. 2} = 250/1.\\ \text{Comp. Oc. 4} = 500/1.\\ \text{Comp. Oc. 8} = 1000/1.\end{cases}$$

Wo schwächere Vergrößerungen angegeben sind, wurde mit achromatischen Objektiven und Huyghens'schen Ocularen gezeichnet.

Tafel VII.

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Eudendrium racemosum*. Fig. 1—3 sind nach Totalpräparaten, alle anderen nach Schnitten gezeichnet worden.

Fig. 1. Spitze eines Hauptästchens aus einem weiblichen Stocke. An den Nebenhydranthen haben sich ausschließlich Blastostyle entwickelt. 7/1.

Fig. 2. Spitze eines weiblichen Stockes. An den obersten Nebenhydranthen sind ausschließlich Hydranthen durch Knospung entstanden. Seitenästchen *II* verhält sich bezüglich der Knospung wie ein Haupthydranth. 7/1.

Fig. 3. Oberes Stielende eines weiblichen Haupthydranthen. Die obersten Eizellen liegen im Ektoderm beträchtlich unterhalb der Knospungszone. 85/1.

Fig. 4. Aus einem Längsschnitt durch den Stiel eines Haupthydranthen, dicht über einer alten Hydranthenknospe. An der Stielspitze war noch keine neue Knospungszone ausgebildet. Einwanderung einer Eizelle in das Entoderm. 500/1.

Fig. 5. Beginn der Ausbildung einer Knospungszone am oberen Ende eines Haupthydranthenstieles. Stück aus einem Querschnitt durch diese Region. 500/1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Ektoderm unterhalb der Knospungszone; Ausbildung der Eizellen. Aus derselben Schnittserie. 500/1.

Fig. 7. Stück aus einem Querschnitt durch denselben Stiel; noch weiter unten getroffen. Etwas größere Eizelle im Ektoderm. 500/1.

Fig. 8. Querschnitt durch denselben Stiel, weiter unten geführt, wo ein alter Nebenhydranth entspringt. 230/1.

Fig. 9. Aus einem Längsschnitt durch einen Haupthydranthenstiel. In *A* ist die Knospungszone getroffen, *B* zeigt die Wandungen unterhalb der Knospenanlage, *C* die Entodermzellen gegenüber einer alten Nebenhydranthenanlage an der Basis des Hauptstieles. Die drei Theile der Figur sind in der Zeichnung nahe an einander gerückt; in Wirklichkeit ist ihr Abstand um ein Vielfaches größer. 500/1.

Fig. 10. Flächenschnitt durch das Entoderm der Knospungszone; aus derselben Schnittserie. 1000/1.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Haupthydranthenstiel. *A* zeigt das untere Ende der Knospungszone, *B* die Stielwandungen in einiger Entfernung unter derselben. *A* und *B* sind in der Zeichnung näher an einander gerückt. 500/1.

Fig. 12. Querschnitt durch das obere Stielende eines Haupthydranthen; das untere Ende einer ähnlichen Knospungszone ist durchschnitten, das Fig. 11 *A* im Längsschnitt zeigt. 230/1.

Fig. 13. Aus derselben Serie ein Schnitt durch die Mitte der Knospungszone. 500/1.

Fig. 14. Längsschnitt durch das obere Ende eines Haupthydranthenstieles. *A* zeigt die Knospungszone, *B* die etwas unterhalb liegende Stielwandung durchschnitten. 500/1.

Fig. 15. Flächenschnitt durch das Entoderm der Knospungszone aus derselben Serie. *A*, Schnitt durch die Mitte und die basalen, der Stützlamelle nahe liegenden Zellenden; *B*, Schnitt durch drei weiter in den Gastrovascularraum hineinragende Zellenden.

Fig. 16. Querschnitt durch das Centrum einer etwas älteren Knospungszone an einem Haupthydranthen. 500/1.

Fig. 17. Entodermzellen der Knospungszone aus einem benachbarten Schnitt. 500/1.

Fig. 18. Stück aus einem Querschnitt durch das untere Ende derselben Knospungszone. 500/1.

Tafel VIII.

Alle Abbildungen sind nach Schnittserien durch *Eudendrium racemosum* gezeichnet worden.

Fig. 19. Stück eines Querschnittes durch die Wandung eines Haupthydranthenstieles unterhalb der Knospungszone. Aus derselben Serie wie Fig. 16—18, Taf. VII. 500/1.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine etwas entwickeltere Knospungszone am Haupthydranthen. 500/1.

Fig. 21. Längsschnitt durch einen Haupthydranthenstiel. *A* zeigt eine junge Hydranthenanlage, *B* die gegenüber liegende Wand (in der Zeichnung an *A* näher herangerückt), *C* die Wand unterhalb der Knospungszone, *D* die Wand an der Basis des Hauptstieles gegenüber einem älteren Nebenhydranthen. 500/1.

Fig. 22. Aus demselben Längsschnitt, Stück der Hauptstielwandung ein wenig unterhalb des Nebenhydranthen; Eizelle im Entoderm. 500/1.

Fig. 23. Entodermzellen der jungen Hydranthenanlage an der Stielspitze (vgl. Fig. 21 *A*) isolirt. Aus derselben Schnittserie. 500/1.

Fig. 24. Querschnitt durch den Haupthydranthenstiel mit buckelförmiger Nebenhydranthenanlage. 230/1.

Fig. 25. Die Spitze derselben Hydranthenanlage bei stärkerer Vergrößerung. 500/1.

Fig. 26. Querschnitt durch den Haupthydranthenstiel unterhalb der Hydranthenknospe. Aus derselben Serie. 500/1.

Fig. 27. Längsschnitt durch einen Nebenhydranthen und seinen Ursprung am Hauptstiel. Aus derselben Schnittserie, welcher Fig. 14 und 15 entnommen sind. 145/1.

Fig. 28. Stück aus der Wand desselben Nebenhydranthen; die Stelle ist getroffen, an welcher sich später eine Blastostyl(?)-Knospe ausbilden muss. 500/1.

Fig. 29. Flächenschnitt durch die Entodermzellen desselben Nebenhydranthen; aus der Stelle der späteren Knospungszone. 500/1.

Fig. 30. Querschnitt durch einen Nebenhydranthenstiel mit junger Knospenanlage. Eizellen im Ektoderm in der Höhe der Knospungszone. 230/1.

Fig. 31. Aus einem benachbarten Schnitt derselben Serie die Knospenanlage in stärkerer Vergrößerung. 500/1.

Fig. 32. Junge Blastostylknospe am Nebenhydranthen. Eizellen im Entoderm der Knospungszone. 500/1.

Tafel IX.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Obelia gelatinosa*. Fig. 33 u. 34 sind nach Totalpräparaten, alle anderen nach Schnitten gezeichnet worden.

Fig. 33. Mittelstück aus einem älteren Stöckchen. Der Basis des Hydranthenstieles sitzt ein Gonangium auf, das in seinem oberen Ende bereits kleine Medusen entwickelt zeigt. 50/1.

Fig. 34. Jugendliches Gonangium am Hydranthenstiel. Dasselbe zeigt die Sonderung in Deckenplatte und Blastostyl. Am oberen Ende des letzteren sind zwei junge Medusenknospen zu erkennen. 85/1.

Fig. 35. Querschnitt durch die Ursprungsstelle eines alten Gonangiums am Hydranthenstiel. Im Entoderm der Gonangiumwurzel zwei Eizellen (?). 500/1.

Fig. 36. Längsschnitt durch ein junges Gonangium. 250/1.

Fig. 37. Längsschnitt durch das obere Ende eines etwas älteren Gonangiums. Junge Knospenanlage einer Meduse. 500/1.

Fig. 38. Aus derselben Schnittserie obere und mittlere Region der gegenüberliegenden Wand des Gonangiums. Etwas vorgerückteres Stadium einer Medusenknospe. 500/1.

Fig. 39. Längsschnitt durch das untere Ende eines alten Gonangiums. 500/1.

Fig. 40 u. 41. Zwei Querschnitte durch das untere Ende eines alten Gonangiums, unfern der Ursprungsstelle am Hydranthenstiel. 1000/1.

Fig. 42 u. 43. Zwei durch einen Zwischenschnitt getrennte Querschnitte durch die Wurzel eines alten Gonangiums. 1000/1.

Fig. 44 u. 45. Zwei Querschnitte durch die Basaltheile zweier alten Gonangien. Das Lumen im Entoderm erscheint geschwunden. 1000/1.

Fig. 46. Längsschnitt durch das untere Ende eines älteren Gonangiums. Beginn der Knospung am Blastostyl. 1000/1.

Fig. 47. Längsschnitt durch ein etwas vorgerückteres Knospenstadium am unteren Ende eines alten Gonangiums. 500/1.

Fig. 48. Längsschnitt durch ein etwas entwickelteres Stadium aus einem alten Gonangium. 500/1.

Fig. 49. Längsschnitt durch eine entwickeltere Knospe aus einem alten Gonangium. 500/1.

Fig. 50. Längsschnitt durch ein vorgerückteres Stadium aus der Mitte desselben Gonangiums, welchem Fig. 47 entnommen ist. 500/1.

Fig. 51. Querschnitt durch die Mitte eines Gonangiums. Die Medusenknospe entspricht ungefähr der in Fig. 49 im Längsschnitt gezeichneten. 500/1.

Über die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni Ehrbg.

Von

Dr. **August Brauer.**

(Aus dem zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit Tafel X und XI.

Während wir über die Theilungs- und die Konjugationsvorgänge der Protozoen, wenigstens der wichtigsten Gruppen, ziemlich eingehend unterrichtet sind, liegen auffallenderweise über den Encystirungsprocess selbst häufiger Formen nur sehr dürftige Angaben vor; derselbe verdient aber nicht minder große Beachtung, weil bei demselben vorher und nachher meist Veränderungen des Organismus auftreten, welche bei jenen Fortpflanzungsprocessen nicht beobachtet werden. Ich wollte daher die günstige Gelegenheit, die sich mir in diesem Winter bot, in nächster Umgebung von Marburg *Actinosphaerium Eichhorni* Ehrbg. in großer Menge zu erhalten, nicht vorübergehen lassen, um den Versuch zu machen, die Encystirung dieses Thieres genauer als bisher zu verfolgen.

Zwar liegen für diese Form bereits mehrere Untersuchungen von Cienkowski (65)[1], Schneider (71 u. 78), Greeff (73), F. E. Schulze (74) und Brandt (77) vor, aber im Wesentlichen beschränken sich dieselben auf die Veränderungen, welche man durch Beobachtungen des ganzen Thieres erkennen kann; und selbst hier herrscht in Bezug auf wichtige Punkte keineswegs unter den Forschern volle Übereinstimmung. Wie alle Autoren gleichmäßig beschreiben, bestehen die ersten Veränderungen eines *Actinosphaeriums*, welches sich encystiren will, darin, dass die Pseudopodien eingezogen werden und die Vacuolisirung des Protoplasmas verschwindet. Das Thier wird hierdurch kompakter und undurchsichtiger; es umgiebt sich alsdann mit einer gallertigen, glashellen Hülle. Alsbald sollen die Kerne verschwinden und nach einiger Zeit wieder neue, deren Zahl aber bedeutend geringer ist als vorher, auftauchen. Ob eine Verschmelzung mehrerer Kerne stattgefunden hat, wie SCHNEIDER (71) vermuthet, oder ob die alten Kerne zu Grunde gegangen sind und neue sich gebildet haben, wie SCHULZE und BRANDT annehmen, ist zweifelhaft.

---

[1] Die Zahlen bezeichnen das Jahr der Publikation in abgekürzter Form. Bei der Abfassung des Litteraturverzeichnisses bin ich den Vorschlägen von Mark und H. H. Field (Biol. Centralbl. Bd. XIII. Nr. 24. 1893) gefolgt.

Während das Thier jetzt nach den Angaben von CIENKOWSKI und BRANDT in so viele Stücke sich theilen soll, wie große Kerne entstanden sind, der Zerfall auch ziemlich gleichzeitig erfolgen soll, geben GREEFF und SCHULZE an, dass nach Art eines Furchungsprocesses successive der Klumpen nach dem Princip der fortgesetzten Zweitheilung sich theilt; nach SCHNEIDER soll nun wieder jedes Theilstück mehrere Kerne erhalten, nach den Übrigen jedes je einen. Auch über das weitere Schicksal weichen die Angaben von einander ab. GREEFF und BRANDT berichten nämlich, dass von den Theilstücken je zwei wieder mit einander verschmelzen, doch mit dem Unterschiede, dass nach GREEFF die Verschmelzung sofort wieder eintritt, nach BRANDT dagegen erst nachdem jedes Theilstück sich getheilt hat; SCHNEIDER und SCHULZE haben von einer Verschmelzung nichts gesehen.

Übereinstimmend berichten dann alle Forscher, dass nach dem Zerfall in Kugeln sich um jede eine neue Hülle, welche, wie zuerst SCHNEIDER nachgewiesen hat, aus Kieselsäure besteht, bildet, und dass in diesem Zustande die Cysten überwintern.

Auf die Darstellung anderer, auf weniger wichtige Punkte sich beziehender Angaben will ich hier verzichten; das Vorhergehende wird genügen, um eine neue Untersuchung zu rechtfertigen.

SCHNEIDER (78) sucht die Verschiedenheit der Angaben durch die Annahme zu erklären, dass »unter dem Namen A. Eichhorni sich mehrere (4) Species verbergen, welche in der Vegetationsperiode sich sehr ähnlich sind und nur während der Fruktifikationsperiode erheblich unterscheiden« (p. 446). Meiner Ansicht nach ist der Grund darin zu suchen, einmal, dass man die Resultate weniger Beobachtungen verallgemeinert hat, also dass Variationen vorkommen, und dann darin, dass die bloße Beobachtung der Veränderungen am ganzen, sei es lebenden oder konservirten Thier leicht irre führen kann, weil die Cysten wegen ihres dunkelkörnigen Inhaltes und wegen der Kieselhülle undurchsichtig sind. Eine kurze Beobachtung belehrte mich bald, dass durch alleinige Untersuchung des Thieres in toto kein großer Fortschritt zu erzielen war, ja selbst nicht entschieden werden konnte, welche der verschiedenen Angaben die richtigen waren; nur durch Zerlegen der

Cysten in Schnitte konnte man sich einen näheren Einblick in die bei der Encystirung sich abspielenden Vorgänge verschaffen.

Das Material gewann ich mir in folgender Weise: In den Monaten November bis Januar brachte ich verschiedene Male aus größeren Aquarien, welche Algen und viele Nahrung enthielten und in jeder Weise für das Gedeihen von Actinosphaerium die günstigsten Bedingungen boten, eine Anzahl, etwa 20—40 Thiere, in eine kleine flache Schale, welche nur Wasserleitungswasser enthielt; nach etwa 8—14 Tagen begannen bereits in den meisten Fällen die ersten sich zu encystiren; es folgten bald andere, in keinem Falle habe ich aber beobachtet, dass alle sich encystirten. Die Cysten sind so klein, dass man selbst dann nicht, wenn man sie kennt und im Aufsuchen geübt ist, mit freiem Auge alle wie weiße Pünktchen aussehenden finden kann, zumal dieselben meist von ansitzenden Detritustheilchen bedeckt sind. Sie sitzen entweder am Boden oder an der Wand und werden durch die äußere gallertige, sehr klebrige Hülle festgehalten. Um die Cysten im Paraffin wiederzufinden, ohne vorher zu färben, benutzte ich die Klebrigkeit der Hülle in der Weise, dass ich in die Schalen feinen, keine Steinchen enthaltenden Schmutz brachte, welcher sich den Cysten ansetzte; wo die Thiere an schmutzfreien Stellen sich encystirt hatten, da löste ich die Cysten mit einer Nadel ab und drehte sie einige Male in dem Schmutz um, wodurch sie sofort einen dunkeln Mantel bekamen. Diese kleinen kugeligen Schmutzballen, welche im Inneren die Cyste bargen, ließen sich jetzt sehr bequem behandeln und waren leicht erkennbar. Weder das Konserviren noch das Schneiden bereitete irgend welche Schwierigkeit. Die Behandlung war dieselbe wie bei einem anderen Objekte.

Ich verwandte 1%ige Überosmiumsäure, kaltes konc. Sublimat und Pikrinessigsäure, welche alle rasch eindrangen; alle gaben gute Resultate, die besten aber die Anwendung von Sublimat. Die Schnitte wurden mit Alaun-Hämatoxylin gefärbt und dann zuerst mit salzsaurem und weiter mit ammoniakalischem Alkohol behandelt. Die Präparate wurden zuerst in Glycerin aufbewahrt; da sich aber ergab, dass die Kieselhülle so gut wie unsichtbar wurde und die Kernfiguren und die anderen Einzelheiten im Kanadabalsam eben so klar hervortraten, so wurde zuletzt ausschließlich dieses als Einschlussmittel angewandt.

Der großen Liebenswürdigkeit des Herrn Professors Dr. Korschelt habe ich es zu danken, dass ich bei dieser Arbeit die Zeiss'schen Apochromate anwenden konnte. Ich sage ihm hierfür sowie für die freundliche Unterstützung, welche ich jederzeit bei ihm gefunden habe, meinen aufrichtigen Dank.

Die Darstellung der Encystirung von Actinosphaerium lässt sich in zwei Hauptabschnitte eintheilen: in dem ersten werden diejenigen Veränderungen besprochen werden, welche zu der Bildung derjenigen Cysten führen, welche eine längere Ruheperiode durchmachen, also kurz der Ruhecysten, und der zweite wird diejenigen Vorgänge behandeln, welche sich beim Freiwerden des Thieres aus der Cyste abspielen. Der erste Hauptabschnitt zerfällt weiter in zwei Unterabschnitte, von denen der erstere den Theil der Encystirung vom Anfang bis zum Zerfall des ganzen Thieres in Stücke, die ich als Cysten erster Ordnung bezeichnen will, der zweite die Theilungen der letzteren, die zum Endresultat die Ruhecysten haben, behandelt. Die Theilungen können zwar ausfallen, indessen habe ich eine einzige ungetheilte Cyste erster Ordnung so selten beobachtet, dass diese Ausnahme auf die Eintheilung der Darstellung keinen Einfluss ausüben kann.

Die Dauer des Encystirungsprocesses bis zur Bildung der Ruhecysten beträgt, wie schon Schneider (71), Schulze und Brandt richtig angegeben haben, gewöhnlich zwei bis drei Tage, die Dauer der einzelnen Vorgänge aber ist sehr verschieden und hängt wohl in erster Linie von der Größe des Thieres und von der Zahl der erfolgenden Theilungen ab; die ersten Vorbereitungen aber bis zum Zerfall in Cysten erster Ordnung nehmen im Allgemeinen die meiste Zeit in Anspruch.

I. Die Encystirung bis zur Bildung der Ruhecysten.

(Taf. X und XI.)

A. *Vom Beginn der Encystirung bis zum Zerfall des ganzen Thieres in Cysten erster Ordnung.* Da in Bezug auf die ersten äußerlich sichtbaren Veränderungen, welche die Encystirung einleiten, meine Beobachtungen in vollem Einklange mit den früheren stehen, so kann ich mich auf einen kurzen Überblick über dieselben beschränken, so weit er nothwendig ist, um in der Darstellung keine Lücke eintreten zu lassen und das Verständnis der späteren Vorgänge zu erleichtern.

Das erste Merkmal, an welchem man schon bei einer Durchmusterung des flachen Aquariums mit der Lupe ein Thier, das sich encystiren will, von anderen mit Sicherheit unterscheiden kann, besteht in einer Veränderung der Farbe, indem es bei auffallendem Lichte nicht mehr mattgrau, kaum sichtbar erscheint, sondern milchweiß. Untersucht man ein solches Thier unter dem Mikroskope näher, so zeigt sich, dass die Pseudopodien fast alle eingezogen sind, nur hier und dort noch kurze, stumpfe Fortsätze sich finden, und dass ferner sowohl in der Mark- wie in der Rindenschicht die Größe und die Zahl der Vacuolen kleiner geworden ist oder neben kleinen eine oder einige sehr große, die meist dem Centrum genähert liegen, vorhanden sind, dass Nahrungsballen ausgestoßen sind[1] und dass endlich die Marksubstanz mit gröberen Körnern erfüllt erscheint. Das ganze Thier gewinnt hierdurch ein kompakteres Aussehen. Bald nachher erkennt man, dass es ringsum eine glashelle Hülle ausscheidet, welche ziemlich mächtig[2] werden kann; wie die Schichtung (Fig. 7), auf welche SCHULZE zuerst aufmerksam gemacht hat, vermuthen lässt, wird sie allmählich, nicht auf einmal abgeschieden. Oben erwähnte ich schon, dass dieselbe sehr klebrig ist; mit dem Beginn ihrer Bildung wird daher das sich encystirende Thier an einem Ort festgehalten, und zwar so stark, dass es nicht möglich ist, nur mittels einer Pipette dasselbe von der Unterlage zu entfernen, sondern man eine Nadel zu Hilfe nehmen muss. Das Thier kann wohl innerhalb der Hülle seine Form verändern, aber nicht mehr seinen Platz wechseln.

Außer einem immer stärkeren Kompakterwerden, welches in einer fortdauernden Abgabe der Vacuolenflüssigkeit und in einer engeren Zusammenlagerung der Körner, womit naturgemäß auch eine Größenabnahme des ganzen Thieres verbunden ist, seinen Grund hat, ist für längere Zeit äußerlich wenig mehr zu erkennen. Aus der dunklen Masse scheinen helle Flecke hervor, welche meist Kerne darstellen, zum Theil aber auch Vacuolen. Auf diesem Stadium habe ich auch zum letzten Male noch kontraktile Vacuolen beobachtet.

Im Inneren des Thieres spielen sich aber während dieser Zeit drei wichtige Processe ab, welche aber nur auf Schnitten zu verfolgen sind: 1) die Bildung von größeren Körnern, 2) die Ausscheidung der für die spätere kieselige Hülle verwendeten Kieselstücke, und die Anlage der Hülle selbst und 3) die Verschmelzung der Kerne zu wenigen großen. Die drei Processe verlaufen nicht, wenigstens nicht immer, in der obigen Reihenfolge, sondern die ersteren beiden gleichzeitig und der dritte entweder ebenfalls zu derselben Zeit oder etwas später.

Auf Schnitten durch ein Actinosphaerium, welches die Pseudopodien eingezogen und die gallertige Hülle ausgeschieden hat (Fig. 1), bemerkt man in der Markmasse überall ziemlich große Körnchen, welche sofort durch ihre Struktur auffallen. Es sind (Fig. 47 *a*—*c* und Fig. 47 *d*, welche ein solches Körnchen noch stärker vergrößert zeigt) kleine oval geformte platte Scheibchen. Das Ganze ist nicht homogen, sondern auf zwei Seiten ist ein mondsichelförmiges Stück besonders ausgezeichnet, indem es allein stark den Farbstoff aufnimmt und in Osmiumsäure sich bräunt. Der zwischen den Sicheln, deren konkave Seiten einander zugewandt sind, befindliche Raum erscheint homogen und bleibt ungefärbt. Je nachdem von welcher Seite man sie betrachtet, ist die Ansicht eine andere; bei reiner Flächenansicht (Fig. 47 *b*, *d*) haben die Körnchen die soeben beschriebene Gestalt; ist eine der schmalen längeren Seiten dem Auge zugewandt, so sieht man nur ein schmales gefärbtes Stäbchen (Fig. 47 *c*); hat man eine der kurzen Seiten vor sich (Fig. 47 *a*) so erkennt man zwei gefärbte runde Körner, welche durch einen schmalen, hellen Spalt getrennt sind, aber durch eine gemeinsame Hülle zusammengehalten werden.

---

[1] Nur in vereinzelten Fällen (z. B. Fig. 3 *n*) habe ich solche noch gesehen.

[2] In den Figuren ist die Hülle nicht breit genug gezeichnet; sie war bei der Konservirung geschrumpft. Die Fig. 4 und 5 bei SCHULZE (74) geben die Breite und Aussehen der Hülle im Leben richtig wieder.

Im Anfange, wo die Entleerung der Vacuolen noch nicht große Fortschritte gemacht hat, liegen diese Körner zerstreut den Protoplasmazügen aber nur des Marktheiles eingelagert (Fig. 1, 2); je mehr aber die Vacuolen verschwinden, um so enger ordnen sie sich zusammen (Fig. 3—6).

Um zu entscheiden, ob diese Körner, welche ich in keiner einzigen Cyste vermisst habe und welche immer denselben Bau zeigten, erst mit dem Beginn der Encystirung gebildet werden oder ob sie bereits vorher auch in nicht encystirten Thieren vorhanden sind, etwa mit den »größeren, dunklen glänzenden Körnchen«, welche in der Markmasse beobachtet werden, identisch sind, aber in Folge ihrer Vertheilung durch den stark vacuolisirten Körper weniger auffallen, vielleicht auch in Bezug auf ihre Zahl abhängig von der Menge der Nahrung sind, habe ich sowohl solche Thiere, welche sich in derselben flachen Schale befanden, aber sich nicht encystirt hatten, als auch solche, welche in den größeren Aquarien lebten und, wie die vielen Nahrungsballen im Thiere zeigten, keinen Hunger litten, auf Schnitten mit starken Vergrößerungen sorgfältig durchmustert, aber niemals jene oben beschriebenen Körner gefunden.

Auch in der Litteratur finde ich nicht nähere Angaben über diese Gebilde; es wird nur erwähnt, dass der Inhalt der Cysten aus dunklen Körnern besteht. Wenn ich auch die Möglichkeit, dass diese Körner auch in anderen Zeiten im Actinosphaerium auftreten können, nicht bezweifeln will, so scheint mir in Anbetracht des gleichmäßigen Vorkommens derselben bei allen sich encystirenden Thieren der Schluss unabweisbar zu sein, dass ihre Bildung mit diesem Process in einem engen Zusammenhange steht, und es liegt nahe, ihnen eine ähnliche Bedeutung für die Cyste zuzuschreiben wie den Dotterkörnern für das Ei und in dieser Ansicht muss man bekräftigt werden, wenn, wie wir unten sehen werden, diese Körner bei der Entwicklung des jungen Actinosphaeriums aus der Cyste verbraucht werden. Es sei darauf hingewiesen, dass die Körner hinsichtlich ihrer Struktur ganz auffallend an die Dotterkörner, besonders der Gemmulakeimzellen von Ephydatia (Weltner [93]) und mancher Hydroiden erinnern.

Ein zweiter wichtiger Vorgang, welcher bei der Betrachtung des ganzen Thieres unbemerkt bleibt, ist die Bildung der Kieselstückchen und der Beginn ihrer Anordnung zur Kieselhülle.

In der kurzen Übersicht über die bisherigen Untersuchungen habe ich bereits erwähnt, dass alle Forscher ohne Ausnahme angeben, die kieselige Hülle würde erst gebildet, nachdem das Thier simultan in Stücke zerfallen ist oder allmählich sich in solche getheilt hat. Über die Entstehung berichtet keiner. In Bezug auf den Bau der fertigen Hülle weichen die Angaben von einander ab. Nach Schneider (71) »sind die Wandungen nicht homogen, sondern wie aus vielen Kieselstücken zusammengesetzt, welche kleine Lücken zwischen sich lassen, doch ist der Zusammenhang der Wand ganz fest und wird durch die Säuren nicht zerstört« (p. 508). Schulze hingegen, dem sich Brandt angeschlossen hat, giebt an: »Auch die eigenthümliche von Schneider erwähnte Struktur dieser Hülle habe ich bemerkt; freilich kam es mir nicht so vor, als ob die Kapsel aus kleinen Kieselstückchen mit Lücken dazwischen bestände, sondern mehr, als ob sie eine Membran mit Lücken oder dellenartigen äußeren Depressionen darstelle« (p. 346).

Schon auf frühen Stadien (Fig. 1) bemerkt man auf Kanadabalsampräparaten, wie der Rand des Thieres von einer zwar noch sehr dünnen, aber doch durch die Lichtbrechung klar erkennbaren Schicht von kleinen, verschieden geformten Stückchen eingenommen wird, und bei weiterer sorgfältiger Durchmusterung der Schnitte tauchen überall in dem Protoplasma zwischen den Körnern kleine glänzende Flitterchen auf, besonders an solchen Stellen treten sie hervor, wo die Körner nicht so zahlreich liegen oder ganz fehlen, und auch an den Wänden von Vacuolen sieht man sie in größerer Menge zusammengelagert. Den Einwand, es möchten die im Inneren liegenden Stücke durch das Schnittmesser aus der peripheren Schicht herausgerissen und nach der Mitte überführt sein, kann man mit Sicherheit als unberechtigt zurückweisen. Die Stücke, welche, wie Schneider (71) zuerst nachgewiesen hat und wie die übrigen Forscher bestätigt haben, aus Kieselsäure bestehen, werden mithin vom Protoplasma sowohl in den peripheren wie den centralen Partien ausgeschieden; sie werden dann erst allmählich nach der Peripherie oder nach den Theilen, wo die spätere Trennung erfolgen soll, befördert, um hier zur Bildung einer Hülle zusammengefügt zu werden. Es lässt sich dieser letztere Vorgang durch Verfolgen der weiteren Stadien des Encystirungsprocesses (Fig. 1—6) feststellen, indem die Kieselstückchen im Inneren immer geringer an Zahl werden, die Hülle oder richtiger die Randschicht an Breite und damit an Deutlichkeit gewinnt. Ferner stimmt mit dieser Ansicht auch überein, dass die Stücke im Anfange und im Inneren stets kleiner sind als später in der fertigen Cyste und an der Peripherie, wie z. B. die Fig. 48 *a* und 48 *b*, welche Kieselstücke eines Stadiums der Fig. 1 und einer Ruhecyste darstellen, lehren. Die Stücke bleiben aber vorläufig auch in der Randschicht noch im Protoplasma liegen und werden noch nicht zu einer festen unbiegsamen Hülle zusammengefügt, wie die amöboiden Bewegungen, welche das Thier noch innerhalb der Gallerthülle ausführen kann, und die späteren Theilungen auf das klarste zeigen.

Die Form der Kieselstücke ist ganz verschieden; meist sind es kleine Nadeln oder ovale Scheiben oder Tafeln, mitunter sieht man aber auch unregelmäßig gestaltete und gezackte Stücke, doch ist hier nicht ausgeschlossen, dass sie beim Schneiden zerrissen sind. Gewöhnlich findet man die genannten Formen gleichmäßig in einer Cyste vor, zuweilen herrscht aber auch die eine vor; dass nur die eine oder nur die andere vorhanden ist, habe ich in keinem Falle beobachtet. Sie liegen sowohl im Inneren wie an der Peripherie völlig unregelmäßig, bald radial, bald tangential, bald in noch anderer Richtung.

Aus dieser Untersuchung hat sich also ergeben, einmal, dass die Kieselhülle nicht, wie man angenommen hat, erst von den Theilstücken, sondern vom ganzen Thiere vor dem Zerfall in solche gebildet oder angelegt wird, und ferner, dass die sie bildenden Stückchen vom Protoplasma sowohl im Inneren wie an der Peripherie ausgeschieden werden.

Leider sind wir über die Entstehungsweise der kieseligen Hüllen bei anderen Rhizopoden zu wenig unterrichtet, um sie zum Vergleiche heranziehen zu können. Meist ist man erst auf sie aufmerksam geworden, nachdem sie fertig, wenigstens ihre Theilchen, gebildet sind. Nach den Schilderungen der Bildung der neuen Hülle bei *Euglypha* sowohl bei der Encystirung wie bei der Theilung für das Tochterindividuum dürfte wohl eine ähnliche Entstehung der Schalenplättchen anzunehmen sein. Im hinteren Abschnitt, schreibt z. B. SCHEWIAKOFF (88 p. 200) »erblickt man, bei den sich zur Theilung anschickenden Exemplaren, außer dem Kern, die bekannten Schalenplättchen, welche zur Bildung der Schale des Tochterindividuums bestimmt sind. Diese Schalenplättchen liegen im Weichkörper um den Kern in mehreren der Schalenfläche parallelen Schichten. Ob sie in dieser Region auch gebildet werden, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, möchte aber bemerken, dass ich sie immer nur in diesem und keinem anderen Abschnitte angetroffen.« Später erst, wenn die Bildung des Tochterindividuums ihren Anfang genommen hat, werden die Plättchen von ihrer Bildungsstätte an den Ort ihrer Verwendung befördert.

Ähnlich dürfte wohl auch bei den *Actinosphaerium* verwandten Formen, wie *Actinophrys*, *Acanthocystis* und *Clathrulina*, wo das Thier oder jedes der Theilstücke, in welche dasselbe bei der Encystirung zerfällt, ebenfalls eine besondere und wie es scheint, auch kieselige Hülle erhält, dieser Process ablaufen (vgl. Cienkowski [65 u. 67], Greeff [69], Penard [90]).

Wie ich bereits berichtet habe, hatte Schneider die Vermuthung ausgesprochen, es möchte eine Verschmelzung von mehreren Kernen stattfinden, und auf Grund der Angaben Brandt's, dass die Kerne in den Theilstücken größer sind als diejenigen, welche man beim Beginn der Encystirung im *Actinosphaerium* trifft, hatte sich O. Bütschli (80—82 p. 314) dieser Ansicht angeschlossen. Wie mich meine Untersuchung nun gelehrt hat, findet in der That eine Kernverschmelzung statt. Dieselbe kann bald im Anfang oder erst auf späteren Stadien, immer aber vor dem Zerfall des Thieres in Cysten erster Ordnung vor sich gehen. Es ist auch möglich, dass nicht die Herabsetzung der Zahl der Kerne auf einmal erfolgt, sondern durch einen mehrere Male wiederholten Verschmelzungsprocess.

Die Fig. 25, 26 führen einige Stadien vor. Die in den Fig. 25*a*—*d* wiedergegebenen Kerne sind alle einem und demselben Thiere entnommen, das sich etwa auf dem Stadium der Fig. 1 befand, die der Fig. 26 *a* u. *b* einem anderen Thier, das bereits weiter in der Encystirung fortgeschritten war und kurz vor dem Zerfall stand. In dem ersteren Thiere waren nur wenige Kerne zu treffen, welche vereinzelt lagen, die meisten waren in Gruppen zu je 2 oder zu je 4 eng zusammengeordnet. Einige lagen so dicht zusammen (Fig. 25 *a*—*c*), dass die berührenden Flächen sich mehr oder minder stark abgeplattet hatten; bei anderen endlich waren die Scheidewände nicht mehr zu erkennen, nur eine Einkerbung in der Mitte deutete die Zusammensetzung aus zwei Kernen an (Fig. 25 *d*). Auch in dem anderen Thiere waren die Verhältnisse ähnliche; neben solchen Kernen (Fig. 26 *a*), welche eng an einander lagen, fanden sich andere (Fig. 26 *b*), welche bedeutend größer waren und daher wohl eine Entstehung aus mehreren Kernen vermuthen lassen. Ferner lässt sich für die Ansicht, dass eine Verschmelzung von Kernen stattfindet, die wachsende Größe der Kerne während dieser Zeit anführen. Zwar sind die Kerne in verschiedenen Thieren keineswegs alle gleich groß, wie die Fig. 23 u. 24, welche Kerne aus zwei nicht encystirten Thieren zeigen, lehren, und eben so findet man auch in verschiedenen Cysten verschieden große Kerne, aber trotzdem, glaube ich, ergiebt ein Vergleich der Fig. 27 bis 30, welche Kerne von verschiedenen Stadien wiedergeben, und zwar Fig. 27, 28 solche von einem noch ungetheilten Thier, Fig. 29 einen solchen von einer Cyste erster Ordnung und Fig. 30 einen Kern einer Ruhecyste, auf das klarste, dass eine bedeutende Vergrößerung der Kerne eintritt, die durch eine Verschmelzung mehrerer verständlich wird. Endlich kommt noch ein negativer Befund hinzu, dass man nämlich nichts von zerfallenden Kernen beobachten kann. Dass man das wichtigste Stadium der Verschmelzung, die Auflösung der Scheidewand, sehr selten antreffen muss, ist wohl begreiflich, weil dieser Vorgang sehr rasch verlaufen wird. Dagegen müsste es auffallen, dass man von einer Auflösung der Kerne, wenn eine solche stattfinden sollte, keine Anzeichen findet. Denn derartige Processe — ich erinnere hier z. B. nur an die Auflösung der Kerne in Nährzellen — pflegen gewöhnlich nur langsam zu verlaufen.

Manchmal sieht man zwar in der Gallerthülle und zuweilen auch zwischen dieser und der Oberfläche des Thieres eigenthümliche, kernähnliche Gebilde liegen, welche zu der Vermuthung Anlass geben können, es möchten ausgestoßene Kerne sein. Indessen lehrt ein näherer Vergleich derselben mit wirklichen Kernen und eine genauere Prüfung dieser Gebilde bald, dass dieselben nichts mit dem *Actinosphaerium*, geschweige denn mit dessen Kernen zu thun haben. Bald sind sie zahlreich vorhanden, bald vereinzelt, bald fehlen sie ganz. Es sind offenbar Parasiten, und zwar Flagellaten, welche sich in die Gallerthülle einbohrten, zum Theil auch bis zum Thiere vorgedrungen waren, und welche später die Cysten angreifen. Sie sind wahrscheinlich identisch mit denselben, welche Brandt (77 u. 84) beobachtet hat.

Nachdem man unterrichtet ist, welche Vorgänge im Inneren des Thieres sich während dieser Periode von der Bildung der Gallerthülle bis zum Zerfall in Theilstücke abspielen, ist es verständlich, wesshalb sie so lange Zeit dauert, und wesshalb äußerlich diese Vorbereitungen so wenig deutlich hervortreten können. Wenn man davon absieht, dass die Markmasse allmählich dunkler, die Rindenschicht etwas schmaler wird und die hellen Flecke, die Kerne, sich fast ganz der Beobachtung entziehen, so sind es nur einige langsam verlaufende Formveränderungen des ganzen Thieres, welche anzeigen, dass noch nicht völlige Ruhe eingetreten ist. Im Allgemeinen können dieselben zweierlei Art sein. In dem einen Falle (Fig. 3, 4) rundet sich das Thier zu einer Kugel ab, in deren Innerem sich eine meist central liegende, offenbar durch

Zusammenfließen mehrerer stets wachsende Vacuole bildet; da nun auch auf der Oberfläche Einkerbungen auftreten, welche wie Zellgrenzen bei einem sich furchenden Ei aussehen, so gewinnt dieses Stadium das Aussehen einer Coeloblastula. Im zweiten Falle (Fig. 5) entsteht keine centrale Höhle, sondern das Thier bleibt kompakt; es nimmt eine mehr oder weniger in die Länge gezogene Gestalt an, und es treten an der Oberfläche große breite lappige, abgerundete Fortsätze auf. Brandt erwähnt ähnliche Formveränderungen, wie die zuletzt beschriebenen, doch sollen sie nach ihm bereits vor der Bildung der Gallerthülle auftreten, wo ich sie nicht beobachtet habe. Dieselben hängen nun zusammen mit der Anordnung des Inhaltes für den Zerfall in Stücke, die »Cysten erster Ordnung«, wie Schnitte lehren (Fig. 4—6). Zunächst erkennt man, dass die Markmasse, also Körner und Kerne in erster Linie, eine bestimmte Anordnung erfährt. Um je einen der nach der Verschmelzung vorhandenen Kerne als Centrum gruppirt sich eine, so scheint es, bestimmte, gleich große Menge von Körnern. Die Anzahl der Partien ist völlig verschieden und hängt offenbar von der Größe des Thieres und von der hierdurch bedingten Zahl der Kerne ab. Es lässt sich leider nicht mit irgend welcher Sicherheit bestimmen, wie viele Kerne mit einander verschmelzen. Da die Zahl der sekundären nach der Verschmelzung vorhandenen Kerne in den meisten Fällen zwischen 1 und 10 schwankt, so scheint mir die Angabe Brandt's, dass die Anzahl zehnmal so klein als vorher ist, ziemlich das Richtige zu treffen, da man in mittelgroßen nicht encystirten Thieren im Durchschnitt bis zu 100 Kernen findet.

Die Partien sondern sich bald in der Weise schärfer von einander ab, dass an den Grenzen an der Oberfläche kleine Einbuchtungen entstehen und in der späteren Trennungsfläche die Körner nach zwei Seiten aus einander weichen und sich hier so körnerfreie vacuolenreichere Protoplasmawände bilden (Fig. 3 *a*), die ganz das Aussehen der Rindenschicht annehmen. Diese Anordnung findet man vornehmlich bei kugeligen, mit einer oder mehreren großen Vacuolen versehenen Thieren (Fig. 3, 4), bei den kompakteren, länglichen Formen dagegen beginnt eine jede Partie sich durch Vorwölbung über die Peripherie vom übrigen Theil abzuschnüren (Fig. 5). Weiter findet man manchmal, dass die Kieselstücke im Inneren an Zahl abnehmen, dagegen außer in der Rindenschicht in den Scheidewänden zwischen den Partien zahlreicher auftreten (Fig. 4 K^1).

Nachdem diese Vorbereitungen beendet sind, erfolgt der Zerfall des Ganzen in so viele Theile, wie Kerne vorhanden sind und im Sinne der Anordnung des Inhaltes. Ein jedes Theilstück erhält mithin nur einen Kern; in keinem einzigen Falle habe ich eben so wenig wie Schulze und Brandt mehrere Kerne gefunden. Es ist möglich, dass Schneider (71), welcher eine derartige Angabe gemacht hat, eine allerdings nur selten eintretende Zweitheilung des *Actinosphaeriums* im Beginn der Encystirung gesehen und diese dem späteren Zerfall in Theilstücke gleichwerthig gesetzt hat. Wie die Fig. 2, welche einen der beiden von mir beobachteten Fälle darstellt, zeigt, hat sich das Thier in zwei Hälften gesondert auf einem Stadium der Fig. 1. Die Kieselstückchen sind bereits ebenfalls an den Theilungsflächen zahlreicher angeordnet wie sonst in der Rindenschicht. In der einen Hälfte lagen 12 Kerne, in der anderen 15, wie eine Zählung nach einer Aufzeichnung der Schnitte ergab; es wäre möglich, dass die Zahl der Kerne Anfangs gleich groß gewesen ist, dass sie sich aber in Folge einer Verschmelzung mehrerer in der einen Hälfte verringert hat, doch macht die verschiedene Größe der Hälften, welche bei einem Vergleiche der Schnitte sich zeigt, eine derartige Annahme unwahrscheinlich. Diese Theilung, welche auch Greeff (73) beobachtet hat, kann aber nicht zur Stütze der Angabe Schneider's dienen, denn von jetzt an verlaufen die weiteren Processe, Verschmelzung der Kerne und Anordnung des Inhaltes, für jede Hälfte in derselben Weise, wie bei einem Thier, welches sich nicht getheilt hat, so dass auch hier beim Zerfall jedes Stück nur einen Kern erhält.

Der Zerfall kann nun in verschiedener Weise vor sich gehen. Besonders bei kugeliger Gestalt und beim Vorhandensein einer centralen Höhle kann die Scheidung der Theilstücke, wie wir gesehen haben, bereits im ungetheilten Thier so weit vorbereitet werden, dass nur eine einfache Trennung des Rindenplasmas längs dieser Stellen nothwendig ist ohne dass wesentliche Formveränderungen dadurch bedingt werden. Wo dagegen nur eine kompakte Masse vorhanden ist und die Marksubstanz aller Theilstücke in kontinuirlichem Zusammenhange steht, da geschieht die Trennung derselben von einander durch wirkliche Abschnürung (Fig. 5), indem von außen eine breite Furche gegen das Centrum eindringt, die Brücken, welche die Rinden- und Markschicht noch verbinden, immer schmaler werden (Fig. 6, welche zwei sich von einander trennende Stücke zeigt) und zuletzt jede Verbindung gelöst wird. Wir werden später noch einmal ähnlichen Variationen bei den Theilungen begegnen, und ich werde dann darauf zurückkommen müssen.

Greeff und Schulze geben an, dass nicht, wie Cienkowski, Brandt und ich es schildern, der Zerfall auf einmal erfolgt, sondern allmählich nach dem Princip der fortgesetzten Zweitheilung das Ganze in immer kleinere Stücke sich theilt. Es kann vorkommen, dass zwei oder auch mehrere Stücke noch zusammenhängen, während andere schon sich getrennt haben, und hierdurch mag eine allmähliche Theilung wie beim Furchungsprocess vorgetäuscht werden; einen so regelmäßigen Verlauf, wie jene Forscher ihn annehmen, habe ich niemals gesehen. Es ist dieser Punkt aber von geringer Wichtigkeit. Die Hauptsache und das für diesen Process Charakteristische liegt allein darin, dass dieser Zerfall vor sich geht, ohne dass eine Kerntheilung erfolgt, der Kern vielmehr unverändert bleibt und dass das Thier immer nur in so viele Stücke sich sondert als Kerne vorhanden sind. Hierdurch unterscheidet sich die Bildung dieser Theilstücke wesentlich von derjenigen der aus diesen wieder hervorgehenden Stücke, indem mit ihr stets eine Kerntheilung verbunden ist. Ich bezeichne desshalb diese durch einfachen Zerfall des Ganzen entstehenden Theile als »Cysten erster Ordnung« dagegen die späteren durch wirkliche Kern- und Zelltheilung entstehenden als »Cysten zweiter Ordnung«.

Wenn der Zerfall beendet ist, runden sich die Cysten erster Ordnung mehr oder weniger ab und eine jede scheidet wieder eine glashelle Gallerthülle ab, so dass also jetzt jede von zwei derartigen Hüllen, der allen gemeinsamen und der nur jeder allein zukommenden, umgeben ist. Die zuletzt gebildete fällt im Leben sehr wenig auf, ich bin erst auf Schnitten, wo sie in Folge der Behandlung stark geschrumpft, membranartig erscheint, auf sie aufmerksam geworden. Am deutlichsten ist sie bei und nach den Theilungen zu erkennen (Fig. 7, 13—15 gh^1. Ungetheilten Cysten liegt sie so eng an, dass sie sich nur als schärfere äußere Begrenzung der Rindenschicht, bezw. Kieselhülle markirt. Das Centrum jeder Cyste wird von dem einen großen Kern eingenommen; er ist umgeben von einer meist nur sehr schmalen Schicht von körnchenfreiem Protoplasma. An diese schließt sich weiter nach außen die im Allgemeinen ziemlich gleich breite Zone der Körner, welche, da die Vacuolen völlig geschwunden sind, jetzt eng an einander liegen, so dass man von der Grundmasse, in welche sie eingebettet sind, nichts erkennen kann, und zwischen welchen man ganz vereinzelt (z. B. Fig. 8) noch Kieselstückchen findet. Die meisten liegen in der Rindenschicht. Bei der Betrachtung im Leben oder auch in Glycerin glaubt man nur ein feines Maschenwerk von Protoplasma vor sich zu haben, von den Kieselstücken sieht man so gut wie nichts; auf Kanadabalsampräparaten dagegen scheint der ganze äußere Ring nur von Kieselstückchen dicht erfüllt zu sein, so dass das Protoplasma fast völlig verschwindet. Die Stücke liegen so eng an- und durch einander, dass man den Eindruck erhalten muss, es sei bereits eine starre, unbiegsame Hülle vorhanden.

Die Zahl der Cysten erster Ordnung schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen 1 und 10, gewöhnlich trifft man 4—6.

B. *Die Bildung der Ruhecysten.* In ganz vereinzelten Fällen habe ich feststellen können, dass keine Theilung der Cyste erster Ordnung erfolgte, sondern diese direkt zur Ruhecyste wurde; in den übrigen nach Hunderten zählenden Fällen erfolgte mindestens noch eine Theilung, oft aber zwei. Mehr als zwei habe ich nicht beobachtet; selbst wenn auch eine neue Kernspindel angelegt wurde, erfolgte doch keine Theilung.

Da ich in diesem Abschnitt näher auf den Kern und seinen Bau eingehen muss, so mögen hier zunächst noch die Beobachtungen über die Struktur der Kerne vor dem Zerfall des *Actinosphaeriums* in Cysten erster Ordnung nachgetragen werden.

Ohne Ausnahme (Fig. 23—28) habe ich den Bau des ruhenden Kernes immer in folgender Weise angetroffen: außer der stets deutlichen Membran ließen sich unterscheiden ein Chromatingerüst, Nucleolen und Kernsaft, also dieselben Bestandtheile, welche man in Kernen der Metazoen findet. Im Gegensatze zu Gruber (83) und R. Hertwig (84) habe ich stets ein deutliches Gerüst vorgefunden; es trat auf Osmiumsäurepräparaten nicht so klar hervor wie auf den mit Sublimat und Pikrinessigsäure behandelten. Es war ein engmaschiges Netzwerk, welches den ganzen Kernraum durchzog; es bestand aus einer wenig färbbaren Grundmasse, dem Linin, in welche überall feine sich färbende Körnchen, die Chromatinkörner, eingelagert waren. Die Nucleolen waren stets in der Mehrzahl vorhanden, in keinem Falle habe ich nur einen oder zwei gefunden. Ihre Form war selten ganz kugelig, auch lagen sie nicht isolirt durch den ganzen Kernraum, wie man es bei plurinucleolären Metazoenkernen findet, sondern die unregelmäßig geformten, verschieden großen stark den Farbstoff aufnehmenden Körper lagen entweder im Kreise oder in kurzen Reihen angeordnet; zwischen ihnen, seltener getrennt von ihnen, ließen sich oft dickere Verbindungsstränge unterscheiden, die in Bezug auf die Färbbarkeit mit dem Linin übereinstimmten (Fig. 24—27 *pn*), und welche mit den von Bütschli (76) und R. Hertwig (84) beobachteten, von Letzterem als *Paranuclein* bezeichneten Fäden identisch zu sein scheinen. Auf den Schnitten ließ sich nicht genau feststellen, wie sie verlaufen und ob sie stets vorhanden sind; ich verweise desshalb auf die Angaben jener Forscher. Ich kann zwar nicht mit völliger Sicherheit die Ansicht Gruber's und R. Hertwig's, dass die Nucleolen an dem Aufbau der

Chromosome Antheil nehmen, als unrichtig zurückweisen, möchte aber glauben, dass man, da dieselben Bestandtheile wie in Metazoenkernen, vor Allem ein Chromatingerüst, vorhanden sind, und da auch die Art der Ausbildung der Spindel keine besonderen Abweichungen in Bezug auf diesen Punkt erkennen lassen, denselben auch dieselbe Bedeutung wird zuschreiben müssen. Auch bestärken mich in dieser Ansicht die neueren Beobachtungen von Pfitzner (86), Schewiakoff (88), Lauterborn (93) u. A., nach welchen sowohl in den Kernen von *Opalina*, wie von *Euglypha* und der *Diatomeen* die Chromosome nicht aus den Nucleolen ihren Ursprung nehmen, sondern aus den in einem Netzwerk vertheilten Chromatinkörnern.

Über die Kerntheilung von Actinosphaerium liegen bereits die Untersuchungen von Gruber (83), und besonders die sehr eingehenden von R. Hertwig (84) vor. Wenn ich auch die Angaben des letzteren Forschers in fast allen wichtigen Punkten nur bestätigen kann, so halte ich doch eine nochmalige Schilderung des Vorganges nicht für überflüssig, weil einmal zum Verständnis der Punkte, in denen ich von demselben abweiche, eine weitere Ausführung nothwendig ist, und weil ferner über Kerntheilungen bei Protozoen nur wenige Mittheilungen vorliegen, und eine Bestätigung früherer daher nicht ohne Werth sein dürfte. Ich muss aber vorausschicken, dass meine Beobachtungen nicht ohne Lücken geblieben sind, weil es wegen der Undurchsichtigkeit der Cysten nicht möglich ist, an einem und demselben Thier den ganzen Process im Leben zu verfolgen, sondern vielmehr durch Schneiden vieler Cysten die Stadien kombinirt werden müssen, ja ich habe darauf verzichten müssen, alle Stadien nur von solchen Cysten, die in der ersten Theilung begriffen waren, zu gewinnen; ein Theil der Abbildungen stellt vielmehr Kernfiguren aus der ersten, ein Theil solche aus der zweiten dar; hierauf dürfte auch theilweise die verschiedene Größe derselben (Fig. 35, 36) zurückzuführen sein, zum Theil hat sie aber auch ihren Grund in der wirklich verschiedenen Größe der Kerne in verschiedenen Cysten (man vgl. z. B. Fig. 30 u. 31).

Die ersten Merkmale, welche eine Kerntheilung ankündigen, bestehen in Veränderungen der Theile im Kern und ferner in dem Auftreten der »Protoplasmakegel« und »Polplatten« (R. Hertwig) an den Polen der künftigen Spindel. Die ersteren sind dieselben, welche man auch in Metazoenkernen beobachtet, indem die Nucleolen verschwinden (Fig. 31—33), das Chromatingerüst sich enger zusammenzieht, so dass die Fäden an Zahl abnehmen, an Deutlichkeit durch die Ansammlung der Chromatinkörner aber gewinnen. Auf einem etwas späteren Stadium (Fig. 34) ist der ganze Kernraum mit isolirten Körnern, den

Chromosomen, erfüllt, deren Zahl nicht zu bestimmen ist. Eine genauere Betrachtung derselben ergiebt, dass ein jedes aus zwei Körnern besteht, also die Spaltung bereits jetzt vorhanden ist, nicht erst in der Äquatorialplatte kurz bei der Trennung der Tochterplatten erfolgt, wie es R. Hertwig angegeben hat. Manchmal, z. B. in Fig. 37, scheint es, als ob die Chromosome nicht die Form von Körnern oder kurzen Stäbchen hätten, sondern kurze Schleifen wären, indessen, glaube ich, ist dieses eine Täuschung, welche bei etwas schiefer Durchschneidung der Spindel leicht entstehen kann.

Wie die Chromosome sich zur Äquatorialplatte zusammenordnen, habe ich nicht verfolgen können, weil man auf Schnitten, wegen der großen Menge derselben, keine einwandfreien Bilder erhält. Die Angabe R. Hertwig's (p. 21), dass die kleinen Körnchen, welche im Kernraum liegen, sich allmählich in Reihen anordnen und dann in der Äquatorialplatte sich ansammeln und hierbei erst zu größeren Körnern, den Chromosomen, verschmelzen, scheint mir wenig wahrscheinlich zu sein, weil letztere bereits vorher, wie wir gesehen haben, fertig gebildet sind. Aber es ist möglich, dass bei nicht encystirten Thieren der Verlauf ein etwas anderer ist. Die Äquatorialplatte ist, wie Polansichten lehren, kreisrund und ist in allen Theilen mit Chromosomen erfüllt. Schätzungsweise beträgt die Zahl mehrere Hunderte. Die Äquatorialplatte erfüllt nicht die ganze Breite des Kernes, welcher mit dem Beginn der Spindelbildung eine Abplattung (Fig. 8, 35) in der Richtung der Spindelachse erfährt, sondern auf allen Seiten bleibt ein Raum frei. Von den Chromosomen ziehen nach beiden Seiten parallel verlaufende Reihen aus achromatischer Substanz, welche aus sehr feinen Körnchen zusammengesetzt zu sein schienen, niemals homogen wie die Spindelfasern aussahen, doch zweifle ich nicht, dass wir dieselben den letzteren gleich zu setzen haben. Ganz auffallende Bildungen treten an den Polflächen des Kernes auf, nämlich die Polplatten (Fig. 31, 35—42*pp*). Sie haben die Gestalt von Kugelkalotten, zuweilen sind sie in der Mitte etwas spitzer, sie erscheinen völlig homogen und bleiben ungefärbt; sie machen den Eindruck, als wenn es Verdickungen der Membran wären, die stets während des ganzen Kerntheilungsprocesses erhalten bleibt. Ich habe nicht erkennen können, dass die von den Chromosomen ausgehenden Körnchenreihen sich in diese fortsetzten oder gar sie durchdrangen und in das Protoplasma übergingen. Diese Polplatten schienen vielmehr eine Scheidewand zwischen dem Kerninneren und dem letzteren zu bilden. Als letzter Theil der Spindel wären noch die Protoplasmakegel zu besprechen. Außerhalb des Kernes an seinen Polen beginnt sich schon, wenn die ersten Veränderungen im Kern erkennbar werden, feinkörniges Protoplasma anzusammeln. Diese Ansammlungen haben die Form von Kegeln oder von hohen, mehr oder minder stark gewölbten Hauben. Auf den Sublimat- und Pikrinessigsäure-Präparaten erscheinen sie körnig (Fig. 31, 38, 40), auf den mit Osmiumsäure behandelten (Fig. 35, 37) dagegen völlig homogen; nur in einem Falle (Fig. 36) habe ich etwas wie eine streifige Anordnung der Körnchen, niemals aber eine Strahlung erkennen können. Meist setzten sich diese Hauben scharf gegen das übrige Protoplasma ab, z. B. Fig. 35, 37—39, 9, 10, 17. Die Größe der Spindeln ist, wie ein Blick auf die Fig. 35—40 lehrt, völlig verschieden, im Bau habe ich aber keinen Unterschied gemerkt. Die Spindel liegt meist central in der Cyste (Fig. 8, 9).

Bei der nun folgenden Trennung der Tochterplatten (Fig. 36, 37, 38, 10) treten zwischen denselben Verbindungsfasern oder genauer feinkörnige parallele Streifen auf. Zugleich erfolgt eine Streckung des ganzen Kernes, mit welcher auch eine solche der Cyste schon verbunden sein kann (Fig. 9, 17). Die Chromatinplatten, in welchen man kaum noch die einzelnen Chromosome wegen der engen Aneinanderlagerung bei der Überführung erkennen kann, rücken bis an die Polplatten, eine Verschmelzung aber mit diesen, wie R. Hertwig angiebt, habe ich nicht konstatiren können (Fig. 39—42). Der Kern, dessen Membran völlig erhalten geblieben ist, wird hierbei mehr und mehr in die Länge gezogen (Fig. 40), dann nimmt er, indem er sich in der Mitte einschnürt, Sanduhrform an, worauf bald die völlige Trennung erfolgt. Wie ich glaube mit Sicherheit in Übereinstimmung mit R. Hertwig angeben zu können, geht die Kernmembran auf die Tochterkerne über, auf keinem Stadium findet eine Auflösung oder Lückenbildung statt, was sich klar daraus ergiebt, dass die anliegenden Körner nicht in den Kernraum eindringen, wie es bei Kerntheilungen von Metazoen zu beobachten ist, sondern derselbe stets erhalten und scharf begrenzt bleibt. Nachdem der Zipfel der Kernmembran, in welchen dieselbe nach der Mitte zu kurz nach der Trennung ausläuft (Fig. 11), eingezogen ist, der neue Kern sich abgerundet hat, bilden sich die Polplatten und Protoplasmakegel (Fig. 40—43) zurück und die Chromosome beginnen wieder sich in Körnchen aufzulösen und in einem neuen Liningerüst zu vertheilen. Je mehr die Kernvacuole wächst, um so mehr tritt das Chromatinnetz an Deutlichkeit zurück (Fig. 42, 43); der Kern ist, nachdem auch noch Nucleolen sich gebildet haben, in das Ruhestadium eingetreten.

Neben den beschriebenen Bildern von der Theilung findet man nun noch andere, welche auf den ersten Blick einen ganz anderen Theilungsmodus anzuzeigen scheinen. In Bezug auf die Ausbildung der Spindel, die Gestalt und den Verlauf der Trennung der Tochterplatten habe ich in keinem Falle Abweichungen angetroffen; diese traten erst auf den Endstadien der Theilung auf. Die Fig. 44—45, 11, 12, 14 zeigen einige derartige Kernfiguren, bei denen die Theilung bereits oder fast ganz vollzogen ist. Zunächst fällt die Größe der Kernvacuole (vgl. Fig. 44) und die Anordnung des Chromatins auf, indem das letztere auf parallelen Fäden angeordnet erscheint, welche von den Polplatten nach der entgegengesetzten Seite, an Stärke allmählich hierbei abnehmend, verlaufen. Da zwischen ihnen bei genauerer Betrachtung auch Querbrücken zu erkennen sind, so scheint diejenige Deutung dieses Bildes mir die richtige zu sein, dass die Rekonstruktion des Kernes begonnen hat, dass also die Chromatinkörner aus den den Polplatten nahe zugeführten Tochterplatten von hier aus sich nach den freien Stellen des Kernraumes, also vorwiegend nach der entgegengesetzten Seite verbreiten. Es würde somit nur die Größe der Vacuole Auffälliges bieten, doch ließe sich diese durch den Hinweis auf den ungemein verschiedenen Umfang der Kerne und damit auch der Spindeln (z. B. Fig. 35, 36) genügend erklären.

Ein weiterer und zwar der wichtigste Unterschied liegt darin, dass auf diesen Bildern ein Centrosom und eine Strahlung in den Protoplasmakegeln zu sehen sind, während vorher, selbst nicht in der fertigen Spindel und während der Trennung der Tochterplatten niemals — auch von R. Hertwig nicht — eine Spur von beiden konstatirt werden konnte, obwohl die Behandlung derselben genau dieselbe gewesen ist und auf das sorgfältigste die Schnitte mit den Apochromaten verschiedene Male durchmustert wurden.

Meist lagen der Kernmembran dicht an oder in ganz geringer Entfernung von ihr (Fig. 44, 45) zwei Centrosome, die sich fast berührten oder verschieden weit aus einander gerückt waren und ganz das Bild boten, als wenn sie durch Theilung aus einem hervorgegangen und im Begriffe wären, nach entgegengesetzten Richtungen sich zu bewegen. So klein die Gebilde auch waren, so hoben sie sich doch scharf aus dem umgebenden Protoplasma ab; es ließ sich eine helle scharf begrenzte Kugel erkennen, in deren Mitte ein dunkleres Korn sich zu befinden schien. Von der Peripherie der Kugel gingen nach den Seiten zarte Strahlen aus, die oft sich durch den ganzen körnerfreien Protoplasmahof verfolgen ließen. Genau wie man es in dotterreichen Zellen z. B. den Spermatocyten von Ascaris auf diesem Stadium findet, machte sich die Bewegung der Centrosome und ihrer Strahlungen nach den Polen der neu zu bildenden Spindel in der Art der Anordnung der umliegenden Körnchen deutlich bemerkbar (Fig. 46), und zwischen den beiden Centrosomen war eine Verbindungsbrücke erkennbar wie eine Centralspindel. Die Bilder gleichen ganz denen, welche Ishikawa (94) von den Centrosomen bei der Kerntheilung von *Noctiluca miliaris* gegeben hat. Wenn auch auf den Präparaten manchmal die Centrosome selbst nicht scharf umgrenzt waren, sondern nur wie dunklere Centren in der Mitte einer feinkörnigen Masse sich darstellten, so lehrten doch die von einem Centrum radienartig ausgehenden Strahlungen mit Sicherheit, dass solche vorhanden waren und wahrscheinlich in Folge der Konservirung oder Färbung an Deutlichkeit verloren hatten.

Es möge vorläufig davon abgesehen werden, dass bei der an erster Stelle beschriebenen Kerntheilung weder ein Centrosom, noch eine Strahlung auf irgend einem Stadium erkennbar waren, und dass besonders nach der Bildung der Tochterkerne selbst von den breiten körnerfreien Protoplasmahöfen nichts zu sehen war, und zunächst nur die auffallende Erscheinung zu erklären versucht werden, dass das Centrosom in der fertigen Spindel nicht beobachtet wurde, dagegen nach der Theilung deutlich wird. Wenn man bedenkt, dass bei den Mitosen der Metazoen im Stadium der fertigen Spindel und der Überführung der Tochterplatten allgemein das Centrosom und die Strahlung ihre größte Entwicklung erreichen und desshalb auch leicht erkannt werden, und ferner, dass die Konservirung immer dieselbe[1] gewesen ist, so scheint mir der Schluss unabweisbar, dass das Centrosom vorher nicht im Protoplasma außerhalb des Kernes, wie die Figuren es zeigen, gelegen haben kann. In erster Linie wird man an die eigenartigen Polplatten denken müssen, an welchen die Körnerreihen, welche von der Äquatorialplatte nach beiden Seiten ausgehen, und welche ich den Spindelfasern der Kernfiguren der Metazoen gleich setzte, ihre Ansatzpunkte finden. Sie machen, wie ich erwähnte, den Eindruck, als wären es Verdickungen der Kernmembran, doch scheint mir eine derartige Bildungsweise völlig unverständlich, und ich möchte die Ansicht Rich. Hertwig's, dass sie aus Kernsubstanz hervorgehen und zwar aus dem von ihm als Paranuclein bezeichneten Körper, für die wahrscheinlichste halten. Auch weist ihr Verhalten bei *Spirochona gemmipara*, wo derselbe Forscher (77) ähnliche Polplatten (»Endplatten«) nachgewiesen hat, auf einen solchen Ursprung hin, indem sie hier aus einem nucleolusartigen Körper hervorgehen und auch wieder nach der Theilung in einen solchen sich umwandeln. Wenn aber auch die Frage der Herkunft der Polplatten noch nicht als sicher entschieden gelten kann, so ist doch, da in Bezug auf die Zeit des Auftretens, den Ort der Lagerung, Aussehen, Verhalten gegen Farbstoffe etc. dieselben mit den Endplatten von Spirochona völlig übereinstimmen, kein Zweifel darüber möglich, dass beide Bildungen homolog sind. Die Endplatten sind nur etwas gedrungener, weniger breit als die Polplatten.

---

[1] Außer den wenigen Fällen, wo 1%ige Osmiumsäure und Pikrinessigsäure zur Verwendung kamen, welche aber hierbei natürlich nicht in Betracht gezogen werden, obwohl sie in Bezug auf den obigen Punkt ganz dieselben Resultate wie das Sublimat lieferten.

Ganz ähnliche Bildungen sind ferner noch bei einem dritten Protozoon, nämlich bei *Euglypha alveolata*, deren Theilung von Schewiakoff (88) eine genaue Untersuchung erfahren hat, konstatirt worden. Er berichtet über dieselben (p. 221): Gleichzeitig mit der Ansammlung von Protoplasma außerhalb des Kernes an den zwei Theilungspolen »bemerkt man, dass die Kernwandung an diesen beiden Stellen in den Kern sich etwas einstülpt, wodurch zwei Dellen gebildet werden. Auf dem Grunde dieser Dellen gewahrt man einen kleinen homogenen Höcker, dessen Umrisse, Dank der starken Lichtbrechung, deutlich hervortreten. Besonders scharf treten sie bei abgetödteten Thieren hervor und erscheinen als matt glänzende, gut begrenzte ellipsoidale Körper, die von Färbungsmitteln nicht im mindesten tingirt werden«. Er bezeichnet dieselben als Polkörperchen. Nach der Theilung »wird das Polkörperchen in die Kernsubstanz eingezogen, um schließlich mit derselben zu verschmelzen« (p. 238). Schewiakoff setzt diese Polkörperchen von *Euglypha* den Polplatten von Actinosphaerium gleich. In der That stimmen beide Bildungen in jeder Beziehung außer in der Größe überein. Doch scheint mir dieser Unterschied von nicht so großer Bedeutung zu sein, da auch die Endplatten von *Spirochona* in der Größe von den Polplatten abweichen. Wenn ich auch vollständig mich damit einverstanden erkläre, dass die drei Bildungen, die Polkörperchen von *Euglypha*, die Endplatten von *Spirochona* und die Polplatten von *Actinosphaerium*, gleichwerthig sind, so scheint mir aber die Ansicht Schewiakoff's, dass die Polkörperchen, also auch die Polplatten von *Actinosphaerium*, den Centrosomen homolog sind, nicht begründet. Aus dem gleichzeitigen Vorhandensein von Centrosomen und Polplatten (Fig. 44, 45) ergiebt sich, dass die Polplatten das Centrosom allein nicht repräsentiren können. Da wir sehen, dass die Spindelfasern an diesen Körpern in den genannten drei Fällen ihre Ansatzpunkte finden und die Trennung und Überführung der Tochterplatten hier auch wie bei den Metazoen durch diese Fasern bewirkt werden dürfte, so wird man auch den Polplatten plus dem Centrosom eine ähnliche Rolle bei der Kerntheilung zuschreiben müssen, in ihnen also mit R. Hertwig (77 p. 180) die aktiven Bestandtheile des Kernes sehen und somit auch in ihrer funktionellen Bedeutung etwa dem Archoplasma (Boveri) plus dem

Centrosom, also kurz den Centrosphären (Strasburger) gleichsetzen. Diese Substanz würde mithin im Kerne ihren Sitz haben und bei der Kerntheilung an den Polflächen des Kernes, das Centrosom in der Mitte, sich anordnen. Bei dieser Auffassung kann aber auch das »Polkörperchen« von *Euglypha* dem Centrosom nicht allein gleich sein, wie Schewiakoff annimmt, sondern vielmehr ebenfalls den ganzen Centrosphären, wofür auch die Form und Eigenschaften dieses Körpers sprechen, die sehr wenig mit denen eines Centrosoms übereinstimmen.

Mit dieser Deutung scheint die Thatsache im Widerspruch zu stehen, dass das Centrosom manchmal außerhalb des Kernes und losgelöst von den Polplatten auftritt. Es muss aber zunächst dagegen hervorgehoben werden, dass dieses keineswegs bei jeder Kerntheilung der Fall ist, sondern in vielen Fällen, wie aus der völligen Rückbildung der Protoplasmakegel und dem Fehlen jeglicher Strahlung geschlossen werden kann, das Centrosom am Ende der Theilung wie bei *Euglypha* in den Kern zurücktritt. Auch in den Fällen, wo es am Ende der Theilung in das Protoplasma übertritt, hier sich theilt und die Tochtercentrosome nach den Polen der neuen Spindel sich bewegen, scheint es, da nicht ein einziges Mal sie in der fertigen Spindel beobachtet wurden, dass sie ihre Lage wieder in den Polplatten, vermuthlich in der Mitte, einnehmen. Die Bildung der Protoplasmakegel deutet aber an, dass durch die Lage in den Polplatten ein Einfluss auf das Protoplasma nicht aufgehoben ist, ferner möge auf das in vielen Punkten ähnliche Verhalten des Centrosoms in den Spermatocyten von *Ascaris megalocephala univalens* (vgl. meine Arbeit 93) hingewiesen werden, indem es Anfangs im Kern, später außerhalb desselben liegt. Wenn man, wie ich schon in jener Arbeit hervorgehoben habe, die Kernmembran nicht als feste Scheidewand zwischen den Bestandtheilen des Kernes und des Protoplasmas auffasst und besonders nicht wegen derselben schematisch einen scharfen Gegensatz zwischen den beiden konstruirt, so wird man der verschiedenen Lage des Centrosoms bald innerhalb bald außerhalb der Kernmembran keine so große Bedeutung beimessen und vor Allem nicht darin zwei unvereinbare Thatsachen erkennen, sondern eher vermuthen, dass die Verschiedenheit der Lage in irgend welcher Beziehung zu einem rascheren Verlaufe der Theilung, leichteren Vorbereitung der neuen und dgl. steht.

Man wird auf derartige Vermuthungen um so eher geführt, als man beim *Actinosphaerium* beobachten kann, dass auch der Verlauf der Theilung der Zelle und die Zahl der Theilungen Unterschiede zeigt, welche wenigstens zum Theil zu den Kerntheilungen in Beziehung stehen können. Wenn die Kerntheilung so verlief, wie die Fig. 35—43 es zeigen, der Kern also lang ausgezogen wurde, die Größe der Tochterkerne zuerst sehr klein war, Polplatten und Protoplasmakegel bald verschwanden und ein Centrosom außerhalb nicht sichtbar wurde, so erfolgte zwar gleichzeitig auch eine Streckung der Zelle in der Richtung der Spindelachse (Fig. 13), aber die Theilung geschah nicht durch Einschnürung derselben in der Mitte, sondern in der Weise, dass die Körner der Markmasse in der Mitte der Cyste nach zwei Seiten aus einander wichen, so dass hier eine von ihnen freie Scheidewand entstand, in welcher sich Kieselstückchen ansammelten, dass somit die Theilung in der ganzen Cyste schon vorbereitet wird und sie durch einfache Lösung der Hälften längs dieser Scheidewand erfolgen kann, ohne dass größere Formveränderungen der ganzen Zelle nothwendig wären. Die Tochterkerne hatten sich hierbei nicht nur von einander vollständig getrennt, sondern auch schon die centrale Lage in der jedem zugehörigen Hälfte des Weichkörpers eingenommen, bevor die Zelltheilung vollzogen wurde (Fig. 13).

In anderen Fällen dagegen, wo das Centrosom beobachtet wurde, begann der Zellleib sich in der Mitte bereits einzuschnüren, wenn die Kerntheilung entweder noch nicht oder eben erst beendet war, die Zelle selbst nahm also ebenfalls wie der Kern die Gestalt einer Sanduhr an, bis zuletzt die Durchschnürung ganz durchgeführt wurde (Fig. 14). Die Tochterkerne lagen hier den Seiten, wo die Theilung erfolgte, dicht an, oft sogar waren sie von der Rindenschicht noch nicht durch zwischen beide eindringende Körner der Markmasse getrennt (Fig. 14) und erst nach beendeter Zelltheilung rückten die Kerne in die Centren der Tochterzellen (Fig. 15). Ganz denselben Unterschied im Verlaufe der Zelltheilungen hatten wir bei dem Sonderungsprocess des ganzen Thieres in die Cysten erster Ordnung angetroffen. Die Ursachen können verschiedener Art sein. Sie können einmal in der verschiedenen Größe der Kerne und Cysten beruhen und in dem hiermit vielleicht in einem Zusammenhang stehenden Grade der Theilungsfähigkeit, wie man denn in der That beobachten kann, dass manche Cysten erster Ordnung nur eine Theilung durchmachen, andere dagegen zwei. Hierauf ließe sich vielleicht die Größe der Tochterkerne und auch der Übertritt des Centrosoms in das Protoplasma zurückführen, da ja auch bei Metazoen bei rasch einander folgenden Theilungen das Centrosom stets außerhalb des Kernes zu finden und hier sein Wachsthum, seine Theilung und seine Wanderung nach den Polen der neuen Spindel vor sich gehen. Doch scheint mir damit die verschiedene Art der Theilung der Cyste nicht erklärt zu sein; der Grund hierfür wird meiner Ansicht nach allein in dem verschiedenen Grade der Ausbildung der Kieselhülle zu suchen sein. Sind die Skeletttheile bereits fester zusammengefügt, so wird, da die Hülle dann an Biegsamkeit verloren hat, die Cyste auch keine großen Formveränderungen mehr eingehen können; wenn dagegen dieselben noch locker durch einander liegen, so kann die Zelltheilung wie gewöhnlich erfolgen, also durch Durchschnürung derselben.

Für diese Ansicht sprechen wesentlich die Fälle von abnorm verlaufenden Zelltheilungen. Es sind hier verschiedene zu erwähnen. Es können (Fig. 16) die Weichkörper sich völlig von einander scheiden und auch seitens jeder Tochtercyste ist an der Scheidewand eine Kieselhülle normalerweise ausgebildet, die beiden Cysten trennen sich aber nicht von einander, sondern bleiben in einem festen Zusammenhang. In anderen Fällen lässt sich beobachten, dass die Kerntheilung wohl vollzogen ist, die Zelltheilung aber nicht. Die oft verschiedene meist in der Richtung der Spindelachse, etwas ausgezogene Gestalt der Zelle (Fig. 20) scheint auf Versuche zu deuten, welche eine Streckung und weiter eine Theilung der Zelle bewirken sollten, aber an der geringen Biegsamkeit der Hülle gescheitert sind. Die Spindeln können dann manchmal schief gestaltet sein oder die Tochterkerne in ganz unregelmäßiger Lage zu einander angeordnet sein (Fig. 20), in einem Falle lagen sie sogar völlig verkehrt, indem die Polplatten derselben einander zugerichtet waren (Fig. 22). Wie andere Cysten vermuthen lassen, scheint es, dass die Kerne sich später wieder einander nähern (Fig. 21) und wahrscheinlich verschmelzen, da man in den Ruhecysten niemals mehr als einen Kern findet.

Diese soeben besprochenen Beobachtungen sind noch in anderer Hinsicht von Wichtigkeit, als sie eine Erklärung dafür geben können, wie Greeff (73) und Brandt (77) zu der Ansicht gekommen sind, es trete entweder direkt nach dem Zerfall in Cysten erster Ordnung oder nachdem erst eine Theilung stattgefunden hat, eine Wiederverschmelzung von je zwei Cysten ein. Außer den erwähnten, nicht sehr seltenen Fällen, bei welchen also eine Kerntheilung zwar erfolgt, dann aber wieder, da eine Zelltheilung ausbleibt, die Kerne verschmelzen, habe ich keine Beobachtungen gemacht, welche ich auf die Angaben der beiden Forscher hätte beziehen können. Wenn eine Zelltheilung wirklich erfolgt ist, dürfte schon die feste Kieselhülle eine Wiedervereinigung unmöglich machen.

Wie ich schon erwähnte, findet entweder nur eine oder zwei Theilungen der Cysten erster Ordnung statt. Man findet zuweilen zwar noch die Anlage neuer Spindeln, aber mehr als zwei Zelltheilungen habe ich nicht beobachtet. Ob die in der Einzahl vorkommenden

Ruhecysten, welche man ganz vereinzelt antrifft, wirklich ungetheilten Cysten erster Ordnung gleichwerthig sind, und ob hier nicht der Versuch zur Theilung gemacht ist, aber nicht durchgeführt werden konnte, muss dahingestellt bleiben, da ich sie erst als fertige Ruhecysten aufgefunden habe.

Es ist interessant zu sehen, dass die Ebene der zweiten Theilung ganz entsprechend dem bisher nur für Metazoen nachgewiesenen Theilungsgesetze O. Hertwig's rechtwinkelig auf der ersten steht, wie die Fig. 17, welche zwei zu der zweiten Theilung sich vorbereitende Cysten zweiter Ordnung darstellt, klar erkennen lässt.

Die zusammengehörigen Paare lassen sich an verschiedenen Merkmalen, auch wenn die Theilungen beendet sind, leicht auffinden. Einmal sind sie nämlich von einer gemeinsamen Hülle umschlossen (Fig. 7, 14, 15, 17). Sie hat genau dieselbe Struktur und dasselbe Aussehen im Leben wie die allen gemeinsame Gallerthülle, welche das *Actinosphaerium* im Anfang der Encystirung nach der Einziehung der Pseudopodien ausscheidet; auf den Präparaten (und daher auch in den Figuren) ist sie in Folge der Behandlung geschrumpft. Oft findet man ihr Kieselstückchen angelagert. Sie wird, wie ich oben schon anführte, nach dem Zerfall von jeder Cyste erster Ordnung ausgeschieden. Bei der Theilung wird sie ausgedehnt und umhüllt demnach auch die Tochtercysten; man findet dem entsprechend die Cysten zweiter Ordnung entweder zu je zweien, im Falle dass nur eine, oder zu je vieren, im Falle dass zwei Theilungen erfolgt sind, in einer besonderen Hülle innerhalb der gemeinsamen gruppirt. Weiter lassen sich oft die zusammengehörenden Tochtercysten an der Form erkennen, indem sie auf den einander zugewandten Seiten abgeplattet, auf den übrigen mehr gerundet sind, also etwa die Form von Kugelsegmenten haben (z. B. Fig. 15, 17). In anderen Fällen sind sie aber ganz rund. So regelmäßige, sechseckige Formen, wie Schulze (74) und Brandt (77) beschreiben, habe ich nicht gesehen. Die verschiedene Form dürfte wesentlich von der Biegsamkeit der Kieselhülle und damit also wieder von der Art der Trennung der Tochtercysten abhängig sein.

Wenn die Theilungen beendet sind, sind die Ruhecysten (Fig. 18, 19) gebildet. Da ihre Form, ihre Theile und deren Anordnung dieselben sind wie in einer Cyste erster Ordnung, so brauche ich hierauf nicht näher einzugehen. Wie die Fig 19, in welcher wahrscheinlich bei der Konservirung der Weichkörper etwas geschrumpft ist, da ich in der lebenden Cyste es nicht gesehen habe, deutlich erkennen lässt, ist die Sonderung desselben in Mark- und Rindenschicht noch völlig erhalten. Nur die Kieselhülle verdient noch eine Besprechung. Dieselbe kommt nämlich jetzt zur vollen Ausbildung. Die Skeletttheilchen werden eng zusammengefügt, so dass die Hülle an Breite (Fig. 18, 19) gegen früher meist etwas verliert, und fest mit einander verkittet; zugleich zieht sich das Rindenplasma aus ihr zurück. Die Kieselhülle ist jetzt nach außen und innen scharf begrenzt und macht im Leben ganz den Eindruck einer kontinuirlichen Kapsel (Schulze, Brandt). Greeff (73) erwähnt noch »eine der äußeren dicht anliegende innere Kieselcyste«. Ich habe dieselbe nicht gesehen; nur zuweilen hatte sich auf Präparaten eine membranartige Hülle von der Kieselhülle abgehoben, die aber nicht aus Kieselsäure bestand, sonst habe ich nichts Derartiges finden können und es ist mir desshalb zweifelhaft, ob normalerweise noch eine innere Hülle gebildet wird.

Die Anordnung der Ruhecysten in der gemeinsamen Gallerthülle ist verschieden; es scheint, dass sie abhängig ist von der Form, welche das *Actinosphaerium* bei dem Zerfall in Cysten erster Ordnung hatte, indem bei kugliger Gestalt mit centraler Höhle (Fig. 5) die Cysten ebenfalls um ein frei bleibendes Centrum gruppirt werden (Fig. 7), bei länglicher Form ohne Höhle durch einander gelagert sind. In Folge der Theilungen erfolgen dann zwar Verschiebungen, die aber nicht bedeutend sind. In einem Falle lag mitten innerhalb der primären Gallerthülle ein Pflanzenstengel; wahrscheinlich hat das Thier bei der Encystirung demselben eng angelegen und derselbe ist von jener Hülle umflossen worden. Die Zahl der Ruhecysten betrug nach meinen Beobachtungen 1 bis 24, dazwischen findet man alle geraden und ungeraden Zahlen. Schulze (74) giebt die Zahl der von ihm gefundenen auf 10—30, Brandt (77) auf 2 bis 35 an. Die Größe der Cysten schwankte außerordentlich, nicht nur verschiedener Thiere, sondern auch die eines und desselben; sie kann wie Brandt bereits richtig angegeben hat, 0,6—0,11 mm betragen.

II. Die Entwicklung des Actinosphaeriums aus den Ruhecysten.

Über die Entwicklung des *Actinosphaeriums* aus der Ruhecyste liegen Angaben von Schneider (71), Schulze (74) und Brandt (77) vor. Während Schulze, welcher den Austritt der jungen Thiere selbst nicht beobachtete, im Frühjahr, nachdem die Cysten mehrere Monate geruht hatten, in den Gefäßen »in großer Anzahl ganz kleine (etwa 0,08—0,01 mm messende) *Actinosphaerien* fand, von denen die meisten nur mit einem einzigen Kerne im Centrum, einige auch mit mehreren versehen waren«, sahen Schneider und Brandt aus den Cysten mehrkernige Thiere ausschlüpfen. Der Letztere berichtet (p. 45): Die Cysten »hatten sich monatelang in demselben Zustande gehalten. Erst Ende Februar wurde eine Veränderung an ihnen bemerkt. Der Inhalt hatte sich nämlich wieder in eine helle, feinkörnige Rindenschicht und eine dunkle, fast homogene Markschicht differenzirt, und in der letzteren war nicht ein großer heller Fleck, wie vorher, sondern mehrere, sehr undeutliche, kleinere vorhanden. Kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen waren die Thiere schon ganz so beschaffen, wie alle frei lebenden. Sie waren von blasigem Bau und besaßen eine pulsirende Vacuole, sowie eine Menge zarter, radiär gestellter Pseudopodien mit je einem Achsenfaden. Beim Zerquetschen eines eben herausgetretenen Individuums zeigte sich, dass in seiner Marksubstanz 12 Kerne lagen, die in Größe und Inhalt vollkommen mit den gewöhnlichen *Actinosphaerium*-Kernen übereinstimmten«.

Nachdem ich die im Januar gewonnenen Cysten einen Monat lang hatte ruhen lassen, brachte ich sie, etwa 60, in kleine Glasgefäße, welche mit sehr feiner Seidengaze verschlossen wurden, und diese in ein größeres, mit frischem Wasser und Pflanzen versehenes Aquarium, um die Cysten vor Bakterien, die mir vor Weihnachten bereits zwei Male zu demselben Zwecke gesammelte Cysten vernichtet hatten, zu schützen; das Aquarium wurde dann im geheizten Zimmer der Sonne ausgesetzt. Nach früheren Versuchen, welche ich mit Cysten von *Bursaria truncatella* gemacht hatte, durfte ich erwarten, dass auf diese Weise die Thiere viel rascher zum Ausschlüpfen veranlasst würden als wenn man sie in demselben Wasser und in ungeheiztem Raume stehen lässt. Bereits acht Tage später wurden die ersten Cysten verlassen. Obwohl ich Morgens und Nachmittags alle Cysten genau durchmusterte, ist es mir doch nicht geglückt, den Austritt selbst beobachten zu können. Wenn ich somit auch über die Art und Weise, wie das junge Thier die Hüllen sprengt, keine näheren Angaben machen kann, so ermöglichen doch die Untersuchungen mehrerer, an verschiedenen Tagen konservirter Cysten auf Schnitten, sowie die der bereits ausgeschlüpften Thiere einen genügenden Überblick über die Vorgänge. Eine Beobachtung der lebenden Cysten ließ Weniges oder Falsches erkennen; z. B. sah ich häufig den Inhalt heller werden und mehrere kleinere Flecke auftreten und glaubte sie in ähnlicher Weise wie Brandt in dem Sinne deuten zu müssen, dass der eine Kern sich getheilt habe. Eine Untersuchung auf Schnitten zeigte indessen hiervon nichts. Entweder war nur ein Kern wie vorher vorhanden oder aber es fanden sich im Inneren kleine kugelige, stark färbbare Gebilde, parasitische Flagellaten, welche Körner und Kerne vernichteten und hierdurch den Cysteninhalt heller erscheinen ließen.

Nach der Zahl der ausgeschlüpften einkernigen Thiere zu urtheilen verlassen die meisten *Actinosphaerien* die Cyste, ohne wesentliche Veränderungen vorher durchzumachen. Wenn man von der Vacuolisirung der Rindenschicht, der Aussendung von Pseudopodien, in denen der Achsenfaden deutlich zu erkennen war und der Bildung meist nur einer kontraktilen Vacuole, welche Vorgänge wohl sicher erst nach dem Ausschlüpfen ablaufen, absieht, so haben die jungen *Actinosphaerien* noch ganz denselben Bau wie in der Cyste, besonders war um den einzigen, großen, central liegenden Kern noch eine Zone der Körner vorhanden, wodurch die Markmasse Anfangs noch undurchsichtig erscheint. Die Größe stimmte mit der von Schulze angegebenen, nämlich 0,8—0,1 mm. In den wenigen Tagen, in welchen ich diese einkernigen Thiere leider nur beobachten konnte, weil trotz aller Vorsicht Bakterien auftraten, trat keine andere Veränderung ein, als die, dass die Körner allmählich verschwanden und hierdurch das Thier durchsichtiger wurde; besonders hervorzuheben ist, dass keine Kerntheilung erfolgte.

Außer diesen, wie gesagt, an Zahl weit überwiegenden einkernigen Thieren fand ich einige andere, welche bereits eine verschieden große, zwischen 10 und 20 schwankende Zahl von Kernen hatten, bedeutend größer als jene waren und bereits ganz wie andere *Actinosphaerien* aussahen. Sind diese gleich mehrkernig aus der Cyste gekommen oder aber ebenfalls einkernig und hat sich erst später die Zahl der Kerne durch Theilung vermehrt? Da die einkernigen Thiere mehrere Tage hindurch keine Veränderung in Bezug auf den Kern zeigten und nur sehr langsam wuchsen, so ist kaum anzunehmen, dass jene bedeutend größeren in dieser Beziehung sich anders verhalten haben, sondern vielmehr, dass sie bereits mehrkernig aus der Cyste ausgeschlüpft sind. Bei einem Durchmustern der Schnitte habe ich denn auch in einzelnen Cysten Vorbereitungen zu einer Kerntheilung gefunden, indem bereits die Protoplasmakegel vorhanden waren (wie in Fig. 31) und die Chromosome entweder in der Ausbildung begriffen oder fertig gebildet waren (Stadien, wie Fig. 32—34 zeigen), und in anderen habe ich zwei neben einander liegende Kerne angetroffen; mehr als zwei aber in keinem Falle. Wenn hierdurch auch bewiesen ist, dass der Kern schon in der Cyste sich theilen kann, also das junge Thier mindestens zweikernig die Cyste verlässt, und auch eine Mehrkernigkeit wahrscheinlich vorkommen kann, so würde doch die Größe der beobachteten Thiere, die das Drei- und Vierfache der einkernigen Thiere betrug, noch nicht recht erklärlich sein, da, wie gesagt, das Wachsthum sehr langsam zu verlaufen scheint. Folgender interessante Fall lässt noch die Möglichkeit einer anderen Entstehungsweise der größeren mehrkernigen Thiere zu. In der sehr großen primären Gallerthülle lagen mehrere, etwa zehn

Ruhecysten, in welchen die Kerne im Beginne der Vorbereitungen zu einer Theilung waren, zwischen ihnen lag ein mit etwa 14 Kernen versehenes *Actinosphaerium*, dessen Rindenpartie bereits stark vacuolisirt war und bis an die Cysten, bezw. die Wand der Gallerthülle reichte, und dessen Inneres noch überall mit Körnchen erfüllt war. Die Größe der Kerne war kleiner als die des einen in den noch nicht aus der Cyste befreiten Thieren, es ist desshalb wahrscheinlich, dass Kerntheilungen erfolgt sind; die Größe des Thieres, dessen Durchmesser viermal so groß war wie der einer Cyste, lässt es aber sehr zweifelhaft erscheinen, dass dasselbe nur aus einer Cyste stammt. Ich möchte es für wahrscheinlicher halten, dass es durch Vereinigung mehrerer entstanden ist, indem gleichzeitig oder kurz nach einander mehrere Cysten geplatzt sind, die jungen Thiere innerhalb der Gallerthülle sich getroffen und vereinigt haben, wie man ja auch sonst Actinosphaerien dadurch, dass man sie auf sehr engem Raume, z. B. im hängenden Tropfen, zur Berührung bringt, zur Verschmelzung veranlassen kann.

Nachdem R. Hertwig (84) festgestellt hat, dass die Vermehrung der Kerne im nicht encystirten *Actinosphaerium* durch mitotische Theilung erfolgt und ich dasselbe für die erste Theilung des Kernes der Ruhecyste nachgewiesen habe, kann wohl kaum noch ein Zweifel sein, dass auch die weitere Vermehrung der Kerne mitotisch und nicht amitotisch vor sich geht.

Nach den mitgetheilten Beobachtungen nimmt der Encystirungsprocess von *Actinosphaerium Eichhorni* folgenden Verlauf:

Das sich encystirende Thier zieht seine Pseudopodien ein und scheidet eine gallertige Hülle aus. Unter dem Schutze derselben bildet sich der vacuoläre Bau des Protoplasmas zurück, es treten in der Markschicht charakteristisch geformte, dotterartige Körnchen auf, vom Protoplasma werden in allen Theilen kieselige Skelettstücke ausgeschieden, die allmählich nach der Peripherie verlagert werden, und endlich verschmelzen eine größere Anzahl von Kernen mit einander. Nachdem diese Vorbereitungen beendet sind, zerfällt das Thier in so viele Theilstücke, Cysten erster Ordnung, als Kerne, welche hierbei keine Veränderungen erleiden, vorhanden sind. Eine jede Cyste scheidet wieder eine gallertige Hülle aus. Darauf erfolgen eine oder zwei Theilungen sowohl des Kernes wie der Zelle, wodurch Cysten zweiter Ordnung gebildet werden, die weiter, nachdem die Theilungen beendet und die Kieselhülle fertig ausgebildet ist, zu den Ruhecysten werden. Eine jede Ruhecyste hat nur einen central liegenden großen Kern, derselbe ist umgeben von einer Zone von Körnern, an diese schließt sich weiter nach außen eine schmale körnchenfreie Rindenschicht; weiter nach außen folgt die Kieselhülle, dann eine gallertige Hülle, welche zwei oder vier Cysten umschließt und endlich eine zweite gallertige Hülle, von welcher alle Cysten umgeben sind. Die Ruhecysten verharren längere Zeit in völliger Ruhe. Alsdann entwickeln sich aus denselben entweder einkernige oder, nachdem in der Cyste bereits Kerntheilungen erfolgt sind, mehrkernige *Actinosphaerien*, in denen die dotterartigen Körner allmählich verschwinden, und welche bald anderen *Actinosphaerien* völlig gleichen.

Zum Schlusse möge noch kurz darauf eingegangen werden, wie man den Encystirungsprocess und die bei demselben auftretenden Vorgänge aufzufassen hat. Es wäre dieses kaum nothwendig, wenn nicht von Schneider (71) denselben eine besondere Bedeutung zugeschrieben wäre. Derselbe will nämlich in der von ihm nur vermutheten Verschmelzung der Kerne einen »Befruchtungsakt« sehen. Eben so wie es schon Schulze gethan hat, kann ich mich nur auf das entschiedenste gegen eine derartige Ansicht erklären. Es liegt auch nicht der geringste Grund zu derselben vor, denn das Wichtigste, die Verschmelzung der Kerne verschiedener Thiere, fehlt. Schneider nimmt zwar an, dass vorher eine Konjugation von zwei *Actinosphaerien* stattgefunden habe. Diese tritt aber sicher in den seltensten Fällen ein; in den wenigen Fällen, wo ich eine Konjugation, die zu einer dauernden Verschmelzung führte, beobachtete und die Thiere isolirte, trat selbst nach 8—10 Tagen keine Encystirung ein. Da ferner auch die Konjugationen zweier Cysten, welche Greeff und Brandt beschrieben haben, entweder fehlen oder nicht als solche aufgefasst werden dürfen, so ist der Ansicht Schneider's jegliche Unterlage entzogen. Es erscheint mir richtiger, bei der Beurtheilung der Vorgänge derartige Gesichtspunkte überhaupt fallen zu lassen, überhaupt hinter denselben nichts Geheimnisvolles zu suchen, sondern in Übereinstimmung mit R. Hertwig und Lesser (74), Bütschli (80—82) und Weismann (84) in der Encystirung in erster Linie lediglich eine Schutzeinrichtung gegen äußere schädliche Einflüsse zu sehen, welche sekundär erst sich ausgebildet hat und mit welcher sekundär auch eine Vermehrung durch Theilung verbunden ist.

Die drei Processe, Verschmelzung der Kerne, Zerfall des ganzen Thieres in Theilstücke und die Theilungen, muss man, wenn sie auch in enger Beziehung zu einander stehen, bei der Betrachtung scharf aus einander halten.

Die auffällige Verschmelzung von Kernen steht übrigens, wenn wir von den bei den Konjugations- und Befruchtungsvorgängen vor sich gehenden jetzt absehen, nicht vereinzelt da. Bei der vielkernigen *Opalina* haben **Engelmann** (76) und **Zeller** (77) ebenfalls bei der Encystirung beobachtet, dass das Thier in viele Stücke sich theilt, dass die letzten Stücke, welche sich encystiren, Anfangs noch mehrere Kerne haben, die aber in der Cyste zu einem einzigen verschmelzen. Wenn die Ansicht, dass die große Zahl von Kernen beim *Actinosphaerium*, welche vornehmlich über die Peripherie vertheilt sind, ihren Grund in der starken Vacuolisirung und der hierdurch bedingten Vergrößerung des Thieres hat, begründet ist, so ist es erklärlich, dass bei der Encystirung, wo die Vacuolisirung zurückgebildet und das Volumen verringert wird, die Zahl der vorhandenen Kerne zu groß ist und desshalb so weit reducirt wird, dass für ein bestimmt großes Protoplasmaterritorium nur ein Kern vorhanden bleibt. Da bei dem Freiwerden des Thieres aus der Cyste wieder dieselben Processe, aber in umgekehrter Reihenfolge erfolgen, d. h. also durch Vacuolisirung und Wachsthum die Größe bedeutend wächst, so muss auch wieder eine Kernvermehrung und Vertheilung durch das ganze Thier eintreten. Weiter aber kann die Verschmelzung der Kerne in Beziehung stehen zu einer leichteren, sicheren und genaueren Durchführung der späteren Theilungen.

Der Zerfall des Thieres in Theilstücke dürfte seinen Grund darin haben, dass eine Encystirung des ganzen Thieres in toto wegen der Größe nicht möglich ist. Hierfür spricht, dass je größer das Thier, um so mehr Theilstücke gebildet werden, kleine Thiere direkt ohne Sonderung in Cysten erster Ordnung sich encystiren. Wenigstens möchte ich den Zweck dieses Processes nicht in einer Vermehrung suchen. Diese erfolgt allein durch die Theilungen der Cysten erster Ordnung. Dieselben entsprechen vermuthlich denen, die man auch bei verwandten Formen bei der Encystirung beobachtet hat, z. B. *Clathrulina* (**Cienkowski** [67], **Greeff** [69]), *Actinophrys sol*, dessen Encystirung nach **Cienkowski** (65) und **Penard** (89) in allen wichtigen Punkten, besonders in Bezug auf die Vorbereitungen, die Bildung von dotterartigen Körnern, die Zahl und Beschaffenheit der Hüllen etc. wie beim *Actinosphaerium* zu verlaufen scheint.

Die Größe des Thieres, die Zahl der Kerne und die mit der Encystirung verbundene Vermehrung lassen bei dieser Form den ganzen Process komplicirter erscheinen als bei anderen Protozoen, welche klein sind und nur einen Kern haben und welche meist auch ohne weitere Theilungen sich encystiren. Auf der anderen Seite aber sind in Folge der einfacheren Organisation die Umbildungsvorgänge zu der ruhenden Zelle einfacher als bei anderen, wo in vielen Fällen z. B. bei *Bursaria truncatella*, deren Encystirung ich (85) vor mehreren Jahren, allerdings nur oberflächlich, beobachten konnte, hoch differenzirte Bildungen wie z. B. das Peristom völlig rückgebildet werden müssen.

Ebenfalls als sekundär, mit der Encystirung im Zusammenhang stehend, wird man die interessante, hier zum ersten Male im Thierreich auftretende Bildung der dotterartigen Körner, welche von dem jungen, aus der Cyste sich entwickelnden *Actinosphaerium* verbraucht werden, und ferner die Hüllenbildung auffassen. Die kieselige Hülle verdient desshalb größere Beachtung, weil *Actinosphaerium* und eben so *Actinophrys*, deren Cystenhülle auch aus Kieselsäure besteht, nicht zu den skelettführenden Formen gehören. Wenn es auch falsch wäre, wie schon SCHNEIDER (71) richtig bemerkt hat, diese Kieselhülle derjenigen, welche *Acanthocystis*, *Clathrulina* u. a. im nicht encystirten Zustande umgiebt, gleich zu setzen, weil bei der Encystirung innerhalb der vorhandenen eine neue, ebenfalls kieselige gebildet wird, welche allein mit der von *Actinosphaerium* und *Actinophrys* zu vergleichen ist, so weist doch das Vermögen, ein Kieselskelett auszuscheiden, darauf hin, dass man diese nackten Formen von beschalten abzuleiten hat.

Marburg, Zoologisches Institut, 2. März 1894.

Litteratur.

K. BRANDT (77), Über Actinosphaerium Eichhornii. Inaug.-Dissert. Halle a. S. 1877.

Derselbe (84), A. GRUBER, Über Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. III. 1884.

A. BRAUER (85), Bursaria truncatella, unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. 12. 1885.

Derselbe (93), Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLII. 1893.

O. BÜTSCHLI (76), Über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. der SENCKENBERG. naturf. Gesellschaft. Bd. X. 1876.

Derselbe (80—82), Protozoa. BRONN's Klassen und Ordnungen. Leipzig und Heidelberg 1880—1882.

L. CIENKOWSKI (65), Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. I. 1865.

Derselbe (67), Über die Clathrulina, eine neue Actinophryen-Gattung. Archiv für mikr. Anat. Bd. III. 1867.

TH. W. ENGELMANN (76), Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morphologisches Jahrb. Bd. I. 1876.

R. GREEFF (69), Über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süßen Wassers. I. Artikel. Archiv für mikr. Anat. Bd. V. 1869.

R. Greeff (73), Über die Encystirung von Actinosphaerium (Actinophrys) Eichhornii. Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung der gesammten Naturw. in Marburg. 1873. Auch in: Archiv für mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.

Derselbe (75), Über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süßen Wassers. II. Artikel. Archiv für mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

A. Gruber (81), Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.

Derselbe (83), Über Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.

Derselbe (84), Über Kern und Kerntheilung bei den Protozoen. Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

Derselbe (85), Über vielkernige Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1885.

Derselbe (86), Kleinere Mittheilungen über Protozoenstudien. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. II. 1886.

R. Hertwig (77), Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XI. N. F. IV. 1877.

Derselbe (84), Die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni. Jena 1884.

Derselbe (92), Über Befruchtung und Konjugation. Verhandlungen der Deutsch. Zool. Gesellsch. Leipzig 1892.

Derselbe u. E. Lesser (74), Über Rhizopoden und denselben nahe stehende Organismen. Archiv für mikr. Anat. Bd. X. Supplh. 1874.

C. Ishikawa (94), Über die Kerntheilung bei Noctiluca miliaris. Berichte d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. VIII. 1894.

R. Lauterborn (93), Über Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verhandlungen des Naturh.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. V. Heft 2. 1893.

E. Penard (89), Étude sur quelques Héliozoaires d'eau douce. Arch. de Biologie. T. IX. 1889.

Derselbe (90), Die Heliozoen der Umgegend von Wiesbaden. Jahrb. des Nassauischen Vereins f. Naturk. Jahrg. 43. 1890.

W. Pfitzner (86), Zur Kenntnis der Kerntheilung bei den Protozoen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886.

L. Rhumbler (88), Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.

W. Schewiakoff (88), Über die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888.

A. Schneider (71), Zur Kenntnis der Radiolarien. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.

Derselbe (78), Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1878.

F. E. Schulze (74), Rhizopodenstudien. I. Archiv für mikr. Anat. Bd. X. 1874.

Derselbe (75), Rhizopodenstudien. III. Archiv für mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

A. Weismann (84), Über Leben und Tod. Jena 1884.

W. Weltner (93), Spongillenstudien. II. Archiv für Naturgesch. Bd. I. Jahrg. 1893.

E. Zeller (77), Untersuchungen über die Fortpflanzung und die Entwicklung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

c, Centrosom;
gh, primäre Gallerthülle;
gh^1, sekundäre Gallerthülle;
kh, Kieselhülle;
n, Nahrungsballen;
pk, Protoplasmakegel;
pn, Paranuclein;
pp, Polplatten.

Tafel X.

Die Figuren sind bei Zeiss, hom. Immers. 1/12, Oc. 2, Vergr. 490 gezeichnet.

Fig. 1. Ein sich encystirendes Thier nach der Einziehung der Pseudopodien und Absonderung der Gallerthülle; Ausscheidung der Kieselstücke und Bildung von Körnern.

Fig. 2. Ein sich encystirendes Thier fast auf demselben Stadium der Fig. 1, das sich getheilt hat.

Fig. 3 u. 4. Ältere Stadien von sich encystirenden Thieren. *a* und k^1 bezeichnen die Stellen, an welchen die Sonderung in Cysten erster Ordnung vor sich gehen wird. Die Kernverschmelzung ist beendet.

Fig. 5. Ein sich encystirendes Thier kurz vor dem Zerfall in Cysten erster Ordnung.

Fig. 6. Zwei sich trennende Cysten erster Ordnung.

Tafel XI.

Die Fig. 7—22 sind bei Zeiss, homog. Immers. 1/12, Oc. 2, Vergr. 490, die übrigen bis auf Fig. 47 *d* bei Zeiss, apochr. homog. Immers. 2,00, Apert. 1,30, Oc. 8, Vergr. 1060, gezeichnet; Fig. 47 *d* hat keine bestimmte Vergrößerung.

Fig. 7. Eine ganze Cyste mit Cysten zweiter Ordnung. Alle haben sich einmal getheilt. Die zu der Cyste *a* gehörende Schwestercyste ist wegen der Lage nicht zu sehen.

Fig. 8—15. Theilungsstadien.

Fig. 16. Zwei getheilte, aber nicht getrennte Cysten zweiter Ordnung.

Fig. 17. Zwei Cysten zweiter Ordnung im Anfang einer zweiten Theilung.

Fig. 18, 19. Ruhecysten. In Fig. 18 hat sich die Rindenschicht noch nicht aus der Kieselhülle zurückgezogen.

Fig. 20, 22. Abnorm verlaufene Theilungen.

Fig. 21. Cyste mit zwei Kernen.

Fig. 23, 24. Kerne aus zwei nicht encystirten Actinosphärien.

Fig. 25. Verschmelzungsstadien von Kernen aus einem und demselben Thier.

Fig. 26. Wie Fig. 25.

Fig. 27. Kern eines sich encystirenden Thieres auf dem Stadium der Fig. 1.

Fig. 28. Kern eines sich encystirenden Thieres auf dem Stadium der Fig. 3 u. 4.

Fig. 29. Kerne aus Cysten erster Ordnung.

Fig. 30. Kern einer Ruhecyste.

Fig. 31—34. Stadien der Ausbildung der Kernspindel.

Fig. 35—40. Kerntheilungsfiguren.

Fig. 41—43. Ausbildung von Tochterkernen.

Fig. 44—46. Kerne mit Centrosomen.

Fig. 47 *a*—*c*. Drei Ansichten eines der dotterartigen Körnchen. Fig. *d*, beliebig stark vergrößert.

Fig. 48. Kieselstückchen.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren.

I. Über einige Neapeler Solenogastres.

Von

J. Thiele (Dresden).

Mit Tafel XII—XVI und 3 Textfiguren.

Seit ich angefangen, mich mit der Anatomie von Mollusken zu beschäftigen, ist es mein Bestreben gewesen, über die Verwandtschaftsbeziehungen des ganzen Stammes wie einzelner Gruppen ins Klare zu kommen. Da nun für die Phylogenie der Mollusken die Amphineuren von hervorragendster Bedeutung sind, so war es mir sehr erwünscht, dass ich vor einer Reihe von Jahren durch Herrn Professor Eisig einige Neapeler Solenogastres erhielt, deren Organisation zum Theil schon damals, zum Theil im Laufe des letzten Jahres untersucht wurde. Es sei hier bemerkt, dass ich von den meisten Arten nur ein Exemplar in Händen habe, daher wird meine Darstellung manche Lücken darbieten müssen. Die Konservirung war im Ganzen tadellos, vermuthlich durchweg mit Seewasseralkohol. In der Regel habe ich von den Thieren Querschnittserien angefertigt, die eine Doppelfärbung mit Boraxkarmin und Methylenblau erhielten.

Bei der Untersuchung habe ich hauptsächlich darauf Werth gelegt, eine feste Grundlage für einen Vergleich mit anderen Thiergruppen zu erhalten. Im vorliegenden Theile habe ich indessen von einem solchen Vergleich Abstand genommen und mich ganz auf die Beschreibung der untersuchten Thiere und einen allgemeinen Abriss ihres Organismus beschränkt. In einer folgenden Abhandlung beabsichtige ich, die Resultate einer Untersuchung verschiedener Chitoniden darzustellen, um schließlich einen eingehenden Vergleich der Organe von Amphineuren unter einander und mit denen verwandter Thiergruppen durchzuführen.

Bereits vor einigen Jahren hatte ich in etwas skizzenhafter Ausführung meine Anschauungen über die Verwandtschaft der Mollusken mit anderen Thierstämmen dargelegt. Wirén hat einen Angriff, der die ihm fehlende Beweiskraft durch Schärfe zu ersetzen trachtet, gegen die von mir ausgesprochenen Anschauungen gerichtet. Es wird erst im zweiten Theile möglich sein, denselben sachlich zu widerlegen, hier sei nur bemerkt, dass Wirén's theoretische Anschauungen nicht den Anschein erwecken, als wären sie das Resultat großer Vertiefung in die Fragen, hat dieser Forscher doch schon im zweiten Theile seiner Abhandlung manches im ersten Behauptete zurücknehmen müssen, vielleicht bringt der dritte Theil über Chitonellus in dieser Hinsicht noch weitere Überraschungen.

Von einer eingehenden Besprechung der Litteratur konnte ich absehen, da ganz neuerdings von Simroth in Bronn's Klassen und Ordnungen eine übersichtliche Darstellung der gesammten Litteratur über die Solenogastres gegeben worden ist.

Herrn Professor Eisig drücke ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank für die Überlassung des werthvollen Materials aus, dessen Untersuchung der vorliegenden Abhandlung zu Grunde liegt.

Neomenia grandis n. sp.

Erst vor Kurzem ist Wirén's ausführliche Arbeit über die bisher bekannten Arten der Gattung Neomenia erschienen. Wirén kennt deren vier, die er in zwei Gruppen bringt: N. carinata Tullb. aus dem nördlichen atlantischen Ocean und N. affinis Kor. und Dan. aus dem Mittelmeer haben einen Rückenkiel, auf welchem rinnenförmige Spicula »mit speerblattförmig erweiterten Spitzen« stehen, während N. dalyelli Kor. u. Dan. (Heimat wie von carinata) und microsolen Wirén von Westindien weder den Kiel noch solche Spicula besitzen.

Die von mir untersuchte Art gehört zur ersten Gruppe, da sie einen deutlichen, wenn auch nicht sehr großen Rückenkiel besitzt. Von N. carinata unterscheidet sie sich zunächst durch die Heimat, sodann durch die bedeutendere Größe — von anatomischen Differenzen abgesehen, von affinis durch die Größe und die geringere Höhe des Kiels. Obwohl die letztgenannte Art anatomisch nicht untersucht ist, so kann es doch nicht zweifelhaft sein, dass sie von der mir vorliegenden Art durchaus verschieden ist. Diese übertrifft auch die beiden kiellosen Arten ganz bedeutend an Größe, daher habe ich sie als grandis bezeichnet. Für N. carinata ist 30 mm Länge angegeben, für dalyelli 20 mm und für affinis 16 mm. Die Länge meines Exemplars beträgt etwa 4 cm bei einer Breite von 10 mm und einer Höhe von 8 mm.

Fig. 1 stellt das Thier in natürlicher Größe dar. In der Mitte des ein wenig verjüngten Vorderendes ist die Mundöffnung gelegen, aus welcher der Rüssel ein wenig hervorragte. Der Rückenkiel zieht sich bis zum Munde herab, wo er mit einer Verbreiterung endet (Fig. 1 *a*). An der Unterseite liegt dicht hinter dem Vorderende die Erweiterung der Bauchrinne, von zwei seitlichen Lippen umgeben. Die Unterseite ist etwas abgeflacht; neben der medianen Rinne ist jederseits eine Furche vorhanden, wodurch zwei Wülste abgegrenzt werden. Diese reichen bis zur Kloakenöffnung und vereinigen sich vor derselben mit einander, wodurch die Rinne nach hinten abgeschlossen wird, ohne in die Kloake überzugehen. Vorn sind noch zwei weitere Furchen wahrzunehmen, seitlich von den vorher beschriebenen. Die Kloakenöffnung liegt hinten ventral, sie ist als längsgerichteter Spalt sichtbar (Fig. 1 *b*). Dicht vor dem Hinterende ist der Körper ein wenig eingeschnürt, hinten ziemlich flach abgestutzt und von der Kloake herauf zieht eine mediane Einsenkung, innerhalb welcher etwa in der Mitte der Hinterseite der Rückenkiel mit einer kleinen knopfförmigen Anschwellung endigt.

Der Körper der Neomenia grandis hat wie bei den verwandten Arten eine Bedeckung mit einer ziemlich starken Cuticularschicht, welche sehr zahlreiche, mehr oder minder genau radiär gerichtete Stacheln enthält. Diese zeigen einen großen Reichthum von Formen, bald sind sie einfach nadelförmig, länger oder kürzer, häufig am unteren Ende etwas knopfförmig verdickt und meist schwach gekrümmt, bald in der Mitte mehr oder weniger ausgehöhlt, bald rinnenförmig und am äußeren Ende zugespitzt. Eine Modifikation dieser letzten Form stellen die schon erwähnten »mit speerblattförmig erweiterten Spitzen« dar, die sich nur auf dem Rückenkiel finden, bei ihnen ist etwa das äußerste Drittel der Rinne plötzlich verbreitert und am Ende zugespitzt, so dass eben jene Form zu Stande kommt, die man einer Lanzenspitze vergleichen kann (Fig. 2). Das basale Ende ist deutlich verdickt und rings mit zahlreichen Kerben versehen. Eine besondere Form habe ich im vorderen Theile der Mundhöhle gefunden, wo die äußere Cuticula sich hineinzieht; hier sind kleine Stacheln vorhanden, die bald Lanzettform zeigen, bald gebogene, in der distalen Hälfte etwas verdickte Stacheln darstellen (Fig. 2 *b*).

Die Hypodermis, welche die Cuticularschicht erzeugt, ist eine einschichtige Zellenlage, welche dicht gedrängte kleine Fältchen oder Zöttchen bildet, die mehr oder weniger weit in die Cuticula hineinragen. Eine besondere Form derselben stellen jene keulenförmigen Hypodermisfortsätze dar, welche bei Neomenia-Arten ganz allgemein vorkommen. Sie sind bei der vorliegenden Art recht zahlreich (Fig. 3);

ihre Größe ist etwas schwankend, doch zeigt ihr Bau keine erhebliche Verschiedenheit. Ein zapfenartiger Fortsatz des subepithelialen Gewebes wird von den gewöhnlichen Hypodermiszellen bekleidet, deren Kerne oval, mäßig stark gefärbt sind und einige stärker gefärbte Körnchen enthalten. Am Ende des Fortsatzes liegt zwischen diesen Zellen eine Anzahl großer, rundlicher oder eiförmiger Elemente mit kleineren, stärker gefärbten Kernen und mit einem Inhalt, der aus zahlreichen, kleinen, wenig gefärbten Tröpfchen besteht. Diese Zellen haben das Aussehen von Drüsen, was auch von Wirén für Neomenia carinata angegeben ist (Fig. 4). In der Hypodermis finden sich rundliche Zellen mit klarem Inhalt zerstreut, welche vermuthlich den Drüsenzellen in den Fortsätzen entsprechen und diese aus sich hervorgehen lassen, da in ihnen gelegentlich Sekretkörnchen wahrzunehmen sind. Die gewöhnlichen Hypodermiszellen sind in der Regel außen etwas abgerundet und hier durch einen deutlichen Umriss gegen die Cuticularsubstanz abgegrenzt; in feinen Schnitten habe ich das deutlich gesehen, während Wirén (11, p. 20) angiebt, dass Cuticula und Zellen durch »keine scharfe Grenze« geschieden sind.

Überall unter der Hypodermis liegen zerstreut muköse Drüsenzellen von langer Schlauchform, deren innerer Theil nur wenig verdickt ist (Fig. 5); ihre Ausführungsgänge konnte ich nicht weiter verfolgen als durch die Hypodermis hindurch, es ist daher unsicher, ob sie die Cuticula durchsetzen. Auch runde Phagocyten finden sich zahlreich unter der Epithelschicht. Sodann finde ich öfters helle Zellen mit ziemlich großen, runden Kernen, die als Ganglienzellen anzusehen sein dürften. Auch kommen im subepithelialen Gewebe verschieden große, unregelmäßig geformte Pigmentzellen mit mittelgroßen Kernen ziemlich häufig vor; die Pigmentkörnchen sind fein, gelbbraun (Fig. 6). Ob diese Elemente immer Kerne enthalten oder theilweise schon in Zerfall begriffen sind, konnte ich nicht sicher feststellen.

Über die Entstehung der Stacheln kann ich wenig sagen; hin und wieder fand ich solche in Verbindung mit der Hypodermis, ähnlich wie es Wirén (Taf. II, Fig. 13—15) von Neomenia dalyelli dargestellt hat. Ob hier aber wirklich vielkernige Zellen vorhanden sind, wie Wirén annimmt, erscheint mir zweifelhaft, die Zellgrenzen der Hypodermis sind durchweg wenig deutlich und mögen auch hier nicht fehlen. Manchmal habe ich einen Zellkern gerade unter dem Fuß des Stachels gesehen und daher halte ich es für wahrscheinlich, dass eine einkernige Zelle den Stachel erzeugt. Dass Phagocyten oder die Drüsenzellen der keulenförmigen Fortsätze mit Stacheln in irgend einer Verbindung ständen, habe ich niemals wahrgenommen und sehe auch nicht den geringsten Grund, einen solchen Zusammenhang, wie ihn Wirén vermuthet, anzunehmen, die Mutterzellen der Stacheln sehen weder den einen noch den anderen ähnlich.

Ganz so wie bei den von Wirén untersuchten Arten beginnt die mediane Bauchrinne mit einer vorderen Erweiterung. Durch Studium der Querschnitte finde ich folgende Einzelheiten. Im vorderen Theile der Grube verengt sich diese nach oben hin zunächst, um sich alsdann bedeutend zu erweitern. Die Decke der Höhle ist etwas nach unten vorgewölbt. Von hinten her zieht sich ein zungenförmiger Fortsatz nach vorn hin in die Höhlung, der weiter hinten zuerst mit den Seitenwänden derselben, dann auch mit der Decke verwächst. An der Unterseite dieses Fortsatzes finden sich vorn eine mediane und zwei seitliche Furchen; allmählich senkt sich die Mitte im Ganzen rinnenförmig ein, während eine größere Anzahl von Längsfurchen auftritt, durch welche mehrere Fältchen von einander geschieden werden. Weiter nach hinten sieht man nun eine ziemlich enge Rinne, in welche zunächst 13 Falten vorspringen, von denen die mediane etwas größer ist als die anderen, während die beiden äußersten die Cuticularschicht abgrenzen. Nach hinten zu verringert sich die Anzahl der Fältchen allmählich, so dass schließlich nur fünf übrig bleiben.

Die vordere Höhlung sowie die ganze Rinne ist von Flimmerepithel bekleidet und von mächtigen subepithelialen Drüsenmassen umgeben. Wie Wirén für andere Arten angegeben hat, kann man auch hier eine vordere Drüse histiologisch unterscheiden. Diese wird durch die innere Erweiterung der vorderen Höhle dargestellt. Die hier befindlichen drüsigen Zellen werden von Methylenblau nur schwach gefärbt, ihr Inhalt ist homogen, in sehr dünnen Schnitten fast wasserhell; unter dem Epithel, das aus hohen, sehr schmalen Flimmerzellen besteht, finden sich umfangreiche Ansammlungen des Sekretes, doch liegen die eigentlichen Zellkörper in einiger Entfernung vom Epithel (Fig. 10). Ihr Inhalt ist gleichfalls schwach blau gefärbt, der Kern oval mit deutlichem Kernkörperchen.

Die ganze übrige Drüsenmasse vor und seitlich vom zungenförmigen Fortsatze und in diesem, Wirén's »hintere Bauchdrüse«, zeigt etwas dunklere Methylenblaufärbung, stellenweise kleine Ansammlungen einer dunkler gefärbten, körnigen Masse. Die Zellkörper liegen zum Theil weit vom Epithel entfernt; in Fig. 9 habe ich einen solchen dargestellt, an dem ein Theil des Ausführungsganges zu sehen ist. Der Inhalt zeigt ein feines plasmatisches Netzwerk, öfters körnige Substanz von größerer oder geringerer Ausdehnung, der Kern ist rundlich mit deutlichem Nucleolus. In den ziemlich dünnen Ausführungsgängen ist das Sekret feinkörnig; unter dem Epithel bildet dieses auch hier größere Ansammlungen, in denen man ein grobes Netzwerk wahrnehmen kann. Das Epithel trägt lange Cilien; die Räume zwischen den Zellen sind bei der untersuchten Art wenigstens in der vorderen Grube, wohl ein wenig kleiner als bei der vorderen Bauchdrüse, aber bei Weitem größer, als es Wirén (11, Taf. IV, Fig. 5 und 6) gezeichnet hat, so dass auch hier die Epithelzellen nur ein feines Netzwerk bilden, in dessen Maschen die Ausführungsgänge der Drüsen liegen, ähnlich wie es Wirén (11, Taf. IV, Fig. 15) von der vorderen Bauchdrüse darstellt; weiter hinten allerdings bildet das Epithel ein dichteres Netzwerk. Der Innenraum der Falten wird zum großen Theil von Drüsensekret erfüllt, auch von einigen Muskelfasern durchzogen. Sensible Zellen sind im Epithel selten, doch finden sich vereinzelt spindelige Kerne, die zu solchen gehören dürften.

Am hinteren Körperende hört vor der Kloake nicht nur die Rinne, sondern auch die sie begleitende Drüse auf, ohne mit der Kloake zusammenzuhängen.

In dieser Körpergegend liegt neben der Bauchrinne und vor der Kloakenöffnung ein Organ, das ich hier beschreiben will, da es sich von der äußeren Hautbedeckung ableitet. Es ist das jederseits ein Bündel starker Kalkstacheln, die von vorn nach hinten gerichtet sind, wo jedes unmittelbar vor der Kloakenöffnung in einer Furche ausmündet. Jeder Stachel liegt in einer Einsenkung der Hypodermis, die vorn blind endet. Die Form der Stacheln konnte ich in den Schnitten nicht genau bestimmen, nur das habe ich ermittelt, dass die freien hinteren Enden derselben zugespitzt und etwas hakenförmig gebogen sind; ihre Zahl beläuft sich in einem Querschnitt auf etwa 15 jederseits (Fig. 7). Es ist wahrscheinlich, dass ein Band von Längsmuskeln, das an jedem Bündel liegt, zur Bewegung desselben verwendet werden kann.

Über die muthmaßliche Bedeutung dieser Hakenbündel will ich mich später auslassen; hier sei nur bemerkt, dass sie mit den »fingerförmigen Drüsen«, die Wirén von zwei Neomenia-Arten beschrieben und abgebildet hat (11, p. 53—54), nach Lage und Bau vollkommen übereinstimmen dürften und dass diese wohl auch Kalkstacheln enthalten werden, obwohl Wirén schreibt: »Das Epithel der Drüsenröhre besteht aus niederen kubischen Zellen, die eine Art Schleim oder gallertigen Stoff ausscheiden, der hier und da die hohlen Röhren anfüllt.«

Endlich ist als Derivat der Hypodermis zu beschreiben ein hinteres dorsales Sinnesorgan, das bisher bei der Gattung Neomenia noch unbekannt gewesen ist. Wie schon p. 224 erwähnt ist, läuft der Rückenkiel hinten in einen kleinen Knopf aus. Ich habe das äußerste Hinterende des Thieres in solche Schnitte zerlegt, welche frontalen Längsschnitten entsprechen (Fig. 8). Dadurch fand ich, dass dieser Knopf an der Ventralseite einen Hohlraum besitzt, der von den Seiten her zusammengedrückt ist, so dass er einen längsgerichteten Spalt darstellt. Dieser ist im äußeren Theile von der Cuticula mit Stacheln ausgekleidet, im Grunde aber von einem unbewehrten Epithel. Dieses hat eine Höhe von ungefähr 20 μ, die Zellen enthalten ein feinkörniges Protoplasma und tragen außen eine sehr zarte Cuticula, ihre Kerne liegen in der basalen Hälfte. Von einer Sonderung verschiedener Zellarten, Sinnes- und Stützzellen, ist nichts wahrzunehmen, alle sind durchaus gleichartig und vermuthlich alle sensibel. Subepitheliale Drüsenzellen, wie sie über die ganze Oberfläche zerstreut sind, kommen auch hier in geringer Zahl vor. Unter dem beschriebenen Epithel liegen zahlreiche, offenbar nervöse Zellen mit hyalinem Protoplasma und ovalen, etwa 4 μ großen, schwach gefärbten und einige Chromatinkörnchen enthaltenden Kernen. Von dem Organ gehen mehrere starke Nerven ab, die seine Funktion als Sinnesorgan erweisen; den Verlauf dieser Nerven konnte ich nicht ermitteln, doch ist es wohl kaum zweifelhaft, dass sie zu den hinteren Anschwellungen der Seitenstränge, die am nächsten liegen, hinziehen.

Die Körpermuskulatur, die in der Hauptsache aus einem Hautmuskelschlauche besteht, dürfte ganz ähnlich sein, wie bei Neomenia carinata, indessen habe ich über die Richtung der Fasern, sowie über einige von Wirén nicht beschriebene Elemente, Folgendes hinzuzufügen, was für den Vergleich mit dem Hautmuskelschlauche anderer Gattungen von Bedeutung ist. Bei Weitem die meisten muskulösen Elemente enthält der innerste, dem Darm zunächst liegende Theil. In frontalen Längsschnitten sieht man dorsal zu innerst Längsmuskeln beiderseits über und neben den Keimdrüsen, die wohl nicht mehr zum Hautmuskelschlauche gehören. Darauf folgt eine Lage von zwei sich unter ungefähr 90° kreuzenden Diagonalfaserschichten, untermischt mit Querfasern, die weiter nach außen überwiegen. Diese drei dicht mit einander verwebten Faserschichten bilden aber keine deutlich gesonderte Lage, da ihre Fasern sich nach außen hin wenden und im Bogen die ganze Hautschicht bis zur Hypodermis durchsetzen, wo ihre verzweigten Enden sich anheften. Inmitten dieser Fasermasse liegen mehrere Längsmuskellagen, innen eine dorsal unterbrochene, auch an den Seiten sehr schwache Schicht, die nur ventral sich bedeutend verstärkt; so viel ich erkennen kann, liegt diese Schicht zwischen den Diagonalfaserlagen. Zwischen den nach außen gerichteten Faserenden der inneren Schichten liegen zahlreiche Längsmuskelfasern zerstreut, die gleichfalls ventral am stärksten entwickelt sind; diese »äußeren Längsmuskeln« erfüllen die Hauptmasse der gallertigen Bindesubstanz, welche für die typischen Neomenia-Arten charakteristisch ist. Unter der Hypodermis ist eine Anzahl feiner Ringfasern wahrzunehmen. Ventral liegt jederseits median vom Bauchnervenstrang ein im Querschnitt ovaler Längsmuskel — Wirén's »innere Längsmuskeln« —, vielleicht das abgelöste Ende der mittleren Längsfaserschicht, obwohl von dieser durch die innere Diagonalfaserschicht getrennt.

Außer den aufgezählten Elementen, welche den Hautmuskelschlauch bilden, sind Faserzüge zu erwähnen, die in der Nähe der seitlichen Nervenstämme — theils über, theils unter diesen — am Hautmuskelschlauch inseriren und innerhalb der Nervenstränge und ihrer Konnektive, übrigens der Leibeswand ziemlich dicht angeschmiegt, verlaufen, um ventral im Bereiche der Bauchfurche sich anzuheften; ich bezeichne sie als Transversalmuskeln. Sodann sind die ziemlich starken Züge zwischen den Mitteldarmtaschen von Wichtigkeit, die ventral von beiden Seiten ringförmig sich mit einander verbinden, und endlich das ventral vom Darme gelegene »Septum«, eine Folge von Bändern, deren Fasern den Hautmuskelschlauch durchsetzen. Die Radiärmuskeln des Darmtractus, sowohl am Vorderdarm, wie in den Septen des Mitteldarmes durchziehen gleichfalls strahlig die Faserschichten der Leibeswand, um an der Hypodermis zu endigen.

Über der Bauchfalte fehlen alle Längsmuskeln und es sind hier nur die von den Drüsenzellen durchsetzten Ring- und Diagonalfaserschichten, sowie die Enden der Transversalmuskeln vorhanden. Die Fasern dieser Züge kreuzen sich theilweise in der Mitte und inseriren theils jenseits der Furche, theils an ihrem Grunde.

Von einem Diaphragma, wie es Wirén erwähnt, das in vertikaler Richtung verlaufen und die Abdominalregion abgrenzen soll, habe ich nichts gesehen.

Das Nervensystem von Neomenia carinata ist zwar von Wirén eingehender als früher untersucht worden, doch beschränkt auch dieser Forscher sich ganz auf die »centralen« Theile derselben, hat auch selbst diese nicht in allen Punkten klar erkannt. Nach Wirén's Darstellung dürfte das Nervensystem in der Hauptsache mit dem von Neomenia grandis übereinstimmen.

Vorn liegt über dem Schlunde, genauer ein wenig hinter der dorsalen Verwachsungslinie des Rüssels mit der Wandung der Mundhöhle das Cerebralganglion oder besser obere Schlundganglion, ein nach den Seiten lang ausgezogener Körper, in der Mitte weder getheilt noch merklich verdickt wie bei Neomenia carinata (Fig. 23). Von ihm gehen seitwärts drei sehr starke Nerven ab, die sich reich verzweigen und zu den sensiblen Cirren der Mundhöhle ziehen. Hinter diesen Nerven geht ein Konnektiv zu einer gangliösen Anschwellung neben dem dorsalen Theile des Schlundes. Sowohl dieses Konnektiv wie die Nerven enthalten ziemlich zahlreiche zellige Elemente. Von der erwähnten Anschwellung, die man als vorderes Seitenganglion oder als seitliches Schlundganglion bezeichnen kann, geht ein starker Nerv ab (*n*, Fig. 24), der nach vorn zieht; wahrscheinlich ist es derselbe, den man vorn über dem Anfangstheile der Mundhöhle, noch vor den Cirren wahrnimmt. Ob er sensible Elemente, etwa Tastborsten oder Muskeln innervirt, konnte ich nicht beobachten, jedoch ist es mir wahrscheinlich, dass er die Haut des über der Mundöffnung gelegenen Wulstes versorgt, welcher dadurch gegen Berührungen in hervorragender Weise empfindlich sein würde. Derselbe Nerv giebt (Fig. 24 *a*) einen ventral gerichteten Zweig ab. Vom vorderen Seitenganglion geht ferner — zunächst dorsal, dann nach hinten gerichtet — das Konnektiv zum Buccalganglion ab. Dieses liegt ziemlich weit hinten, in denselben Querschnitten mit dem vorderen Bauchganglion, als ein nicht sehr großer Knoten, auf der einen Seite etwas unterhalb, auf der anderen ein wenig oberhalb des Seitenstranges und innerhalb von diesem (Fig. 26). Zahlreiche Nerven, die mit den Buccalganglien zusammenhängen, verbreiten sich in der Umgebung des Vorderdarmes und innerviren dessen Muskeln und Drüsen. Sie sind eben so wie die beide Ganglien verbindende, ventral vom Schlunde verlaufende Kommissur inmitten der Muskulatur des Vorderdarmes gelegen, während die Lateralstränge, sowie deren Konnektive und Nerven mehr außerhalb, unmittelbar unter der Leibeswand verlaufen.

Vom vorderen Seitenganglion entspringt ferner das Konnektiv zum vorderen Bauchganglion (*cp*, Fig. 24), ventral und nach hinten gerichtet; weiter hinten ein Nerv, der sich in zwei Äste theilt, die beide zur Bauchdrüse gehen, der hintere von ihnen verbindet sich aber mit dem Konnektiv, kurz bevor dieses das Bauchganglion erreicht, so dass man ihn als zweites Konnektiv ansehen kann. Ein drittes tritt vom Lateralstrang etwas hinter der vorderen Anschwellung ab und zieht gleichfalls zum vorderen Bauchganglion, so dass dieses drei Konnektive erhält. Diesen entsprechend verbindet sich der Knoten mit dem der anderen Seite durch drei Kommissuren, welche ziemlich geradlinig dicht unter dem ventralen Muskelseptum verlaufen; ihre Stärke ist nicht sehr bedeutend und zellige Elemente sind in ihnen kaum vorhanden.

Vom vorderen Bauchganglion geht vorn ein sehr starker Nerv nach unten und ein schwächerer mehr median ab, beide in die Bauchdrüsen.

Sowohl die Konnektive zwischen Seiten- und Bauchsträngen, wie die Kommissuren der letzteren geben Nerven zur Leibeswand und der Bauchdrüse ab. Ob aber sowohl die Nerven, welche den Seitensträngen entstammen, wie die von den Bauchganglien einerseits die Drüsen, andererseits die Muskeln der Leibeswand versorgen, kann ich nicht entscheiden. Mit dem vordersten Bauchganglion hängen fast unmittelbar noch zwei andere gangliöse Anschwellungen zusammen, deren Kommissuren unter dem sich hier ausbildenden Ventralsinus verlaufen, so dass sie einen winkeligen Verlauf zeigen.

Erst hinter diesen Knoten folgt ein von Zellen ziemlich freier Theil der Bauchstränge, wie solche auch weiterhin zwischen den Anschwellungen bemerkbar sind. Die Seitenstränge dagegen sind sehr gleichmäßig, enthalten nur spärlich Zellen und sind mit den ventralen Knoten durch Konnektive verbunden, die wie es scheint jedes Mal einer ventralen Kommissur entsprechen. Außer den erwähnten Nerven, die von den Seitensträngen zur ventralen Leibeswand ziehen, habe ich auch dorsale beobachtet.

Hinten in einiger Entfernung von der Kloake schwillt jeder Bauchstrang zu einem etwas stärkeren Ganglion an (Fig. 27), das zwei Kommissuren und Konnektive ausschickt. Nach hinten verläuft in der Richtung des bisherigen Bauchstranges ein starker Nerv, der sich mehrfach verzweigt und hauptsächlich die Muskulatur zwischen Leibeswand und Vagina versorgt; von dem Ganglion zieht nach vorn ein Nerv in der Umgebung des Penisstachels (*n*, Fig. 47).

Das hinterste Konnektiv zu dem hier bedeutend anschwellenden Seitenstrange ist stellenweise gangliös und sehr stark, auch der von ihm abtretende Nerv (*n*, Fig. 31) ist im Anfange gangliös. Die Anschwellungen der Seitenstränge verbinden sich durch eine zwischen Enddarm und dem Vorderende der Kiemen verlaufende gangliöse Kommissur mit einander, welche die Anfangstheile der Kloakengänge kreuzt; von diesem Theile des Nervensystems treten mehrere starke Nerven ab, deren Äste längs den Anheftungslinien der Kiemenblätter verlaufen und diese innerviren.

Über die Histiologie des Nervensystems von Neomenia hat Wirén gar nichts mitgetheilt. Alle Theile desselben sind von einer deutlichen bindegewebigen Hülle mit kleinen flachen Kernen umgeben; diese Hülle ist namentlich beim Cerebralganglion sehr stark, sie enthält hier mehrere Faserschichten und dem entsprechend liegen die Kerne in mehreren Schichten; an den Nerven dagegen ist dieselbe homogen und schwach gefärbt, aber immer so stark, dass ihr äußerer und innerer Umriss deutlich erkennbar bleiben.

Wenn die Nerven oder Ganglien von Bluträumen umgeben sind, dann erkennt man die Zugehörigkeit dieser Hüllen zum Nervensystem, daher sind diese als Neuroglia aufzufassen.

Unterhalb dieser Neuroglia und mit ihr zusammenhängend findet sich im Cerebralganglion ein Faserwerk mit kleinen, sternförmigen Zellen (*gli*, Fig. 25) und rundlichen Kernen darin, welches sich zwischen den Ganglienzellen ausbreitet und diese umgiebt. Dieses Gerüstwerk betheiligt sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch an der Zusammensetzung der faserigen Innenmasse der Ganglien, und daher sind jene spindeligen Kerne, von geringer Plasmamasse umgeben, die man weniger in den Knoten als im Inneren der Nerven in erheblicher Anzahl wahrnimmt, auch als Gliazellen anzusehen.

Die Ganglienzellen sind von verschiedener Größe. Am auffallendsten sind solche, wie ich sie in Fig. 25 mit *gzm* bezeichnet habe, große Zellen mit eirundem Kern, der einen Nucleolus und mehrere feine Körnchen enthält, und einem zahlreiche feine Tröpfchen einschließenden Protoplasma; die Zelle läuft in einen sehr ansehnlichen Stammfortsatz aus, der schräg in die Fasermasse hinabzieht, wo er sich wenigstens in manchen Fällen verzweigt, in anderen vielleicht auch unverzweigt bleibt. Die Fortsätze benachbarter Zellen habe ich sich manchmal kreuzen gesehen. Während diese Zellen meist nur den einen Fortsatz erkennen lassen, entsendet die von mir gezeichnete Zelle nach der anderen Seite hin noch einen feineren Ausläufer. Solche Zellen habe ich auch in den Buccalganglien wahrgenommen.

Häufiger sind etwas kleinere, rundliche Zellen, wie sie in der Figur neben der großen sichtbar sind. Der Hauptunterschied von den zuerst beschriebenen liegt darin, dass ihr Stammfortsatz bedeutend feiner ist; Protoplasma und Kern zeigen ähnliche Strukturverhältnisse. Derartige Zellen liegen in den vorderen Bauchganglien in mehrfachen Lagen über einander und bilden in diesen die hauptsächlich vertretene Form.

Endlich findet sich im Cerebralganglion noch eine dritte Form von Ganglienzellen und zwar am häufigsten von allen, nicht nur in der äußeren Zellschicht, sondern auch in einzelnen Zügen im Inneren (*gz*, Fig. 25) diese Elemente sind länglich, ziemlich klein, doch mit deutlichem Zellkörper, der granulirtes Protoplasma und einen rundlichen Kern mit Nucleolus enthält. Auch diese Zellen dürften zumeist unipolar sein.

Entsprechend der gestreckten Gestalt des oberen Schlundganglions geht die Richtung der Fasern in der Hauptsache parallel von einem Ende zum andern, die Fortsätze der peripheren Ganglienzellen und die austretenden Nerven bewirken nur geringe Abweichungen davon.

Komplicirter ist der Verlauf in den vorderen Bauchganglien mit ihren Kommissuren, Konnektiven und Nerven, von denen verschieden gerichtete Faserzüge ausgehen und die Ganglien durchsetzen.

Der Darmkanal der drei von Wirén untersuchten Neomenia-Arten zeigt im vorderen Theile deutliche Unterschiede, und so hat auch Neomenia grandis einen merklich verschiedenen Vorderdarm. Den Anfangstheil des Verdauungskanales bildet eine große Mundhöhle, welche den bei meinem Exemplar etwas vorgestreckten Rüssel umschließt. Ihre Öffnung liegt, wie schon erwähnt, in der Mitte des Vorderendes. Die Mundhöhle ist vorn mit einer Fortsetzung der äußeren Cuticula mit kleinen Stacheln (Fig. 2b) bekleidet. Die ersten Querschnitte zeigen dorsal einen ziemlich tiefen Spalt in der Höhle. Es treten dann drei Organe in dieser auf, zu äußerst ein System unregelmäßiger Fältchen, die Mundleisten, dahinter eine dichte Masse von Cirren und endlich eine nach vorn gerichtete Falte, welche die Cirren und zum Theil auch die Leisten überdeckt. Diese drei Gebilde ziehen der Form der Höhle entsprechend von vorn und oben nach hinten und unten herab; die Falte bildet einen vollständigen Ring, die Leisten lassen dagegen den ventralen Boden der Mundhöhle frei, während die Cirren noch weniger weit hinabreichen. In der vorderen Hälfte der Höhlung (Fig. 12) ist der untere, den Rüssel enthaltende Theil durch einen Vorsprung vom oberen, der die Cirren und Falten enthält, getrennt, doch hört diese Scheidung weiterhin auf.

Das wichtigste Organ der Mundhöhle dürfte die hufeisenförmige Cirrenmasse sein. Wie ich in Fig. 16 darzustellen versucht habe, besteht dieselbe aus eng zusammengedrängten, verzweigten Fäden. Bei ihnen kann man einen unteren Stamm von einem oberen Astwerk unterscheiden. Der Stamm enthält in seinem Inneren wenige kontraktile Elemente, eine Anzahl von Blutkörpern und hauptsächlich Ganglienzellen mit hyalinem Protoplasma und ovalen hellen Kernen. Über die Verbindungsweise dieser Zellen konnte ich wenig ermitteln, da die Schnitte nicht fein genug ausgefallen waren; dieselben dürften mit den Epithelzellen durch ihre Fortsätze zusammenhängen.

Die Zweige enthalten nur einen äußerst zarten Achsenstrang. Auch das Epithel am Stammtheile ist von dem der Zweige verschieden, dort von einer deutlichen Cuticularschicht bedeckt, die hier äußerst zart ist; Cilien fehlen. In den Zellen der Zweige nehme ich eine tropfenförmige Anordnung des Inhaltes wahr, doch ist dieser von Farbstoffen kaum tingirt (Fig. 17). Das Epithel ist im Ganzen niedrig und enthält ziemlich kleine, spindelförmige oder eirunde Kerne. Da einerseits von einer Scheidung von Sinnes-, Stütz- und Drüsenzellen nicht das

Geringste zu bemerken ist und da andererseits wegen der ungeheuer reichen Innervation der Cirren ihre Bedeutung als Sinnesorgan schwerlich wird bestritten werden können, so scheint mir die Annahme geboten zu sein, dass sämmtliche Epithelzellen gegen gewisse Reize empfindlich sind, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach gegen Reize chemischer Art, was auch schon wegen der Bedeckung der Cirren durch die beschriebene Falte wahrscheinlich ist, welche mechanische Reizung durch feste Körper verhindern dürfte. Die sich unter der Cilienmasse ausbreitenden Nerven enthalten außer solchen Ganglienzellen, wie sie im Stamme der Cirren liegen, noch kleinere, spindelige Gliakerne, welche denen der Epithelzellen ähnlich sind.

Ganz verschieden ist das Epithel auf den Mundleisten; dieses ist ziemlich hoch, mit langen Cilien besetzt und enthält rundliche Kerne; dazwischen sieht man in großer Anzahl, was besonders in Flächenschnitten durch das Epithel auffällt, flache oder spindelige Kerne, die höchst wahrscheinlich zu Sinneszellen gehören (Fig. 18). Demnach dürften auch die Mundleisten empfindlich sein, aber vermuthlich gegen mechanische Reize.

Der Rüssel, der, wie erwähnt, bei meinem Exemplar etwas aus der Mundöffnung hervorragt, verwächst dorsal unmittelbar hinter der Mundfalte mit der Wandung der Mundhöhle, während sich diese ventral weit nach hinten ausdehnt und erst gleichzeitig mit der vorderen Bauchdrüse aufhört.

In seinem vorderen Theile ist der Rüssel stark gefaltet und die Falten springen sowohl nach vorn wie nach innen ziemlich weit vor, eine jederseits am meisten; es wäre möglich, dass diese den »Schlundleisten« von Neomenia carinata entsprechen, doch sind sie hier sehr kurz und offenbar von keiner erheblichen Bedeutung. Ein wenig hinter dem oberen Schlundganglion beginnt innerhalb des Rüssels ein inneres Rohr, dessen Ränder gleichfalls nach vorn gewendet sind; während das äußere Rohr zuerst oben angewachsen ist, verbindet sich das innere, das man als Ösophagus bezeichnen kann, zunächst mit der ventralen Mittellinie des Rüssels, dann dorsal, zuletzt an den Seiten.

Während das Epithel, welches den Rüssel bekleidet, aus cilienlosen Zellen von ziemlicher Höhe mit körnigem Inhalt und langovalen Kernen besteht, wird der Innenraum in der Hauptsache von rundlichen Zellen eingenommen, deren Protoplasma etwas granulirt ist und einen rundlichen ziemlich großen Kern mit Nucleolus enthält (Fig. 20). Ich hielt diese Zellen zuerst für Blutkörper, doch zeigt ein Vergleich mit diesen, dass beide verschieden sind. Die Muskulatur in der Wandung des Rüssels ist ziemlich schwach, außen bei Weitem stärker als innen.

Dort liegen zu äußerst Längsfasern, darunter eine Ringmuskelschicht; von da strahlen Fasern nach der Innenseite aus, die nur von einigen Ringfasern in der Nähe des inneren Epithels gekreuzt werden (Fig. 19). Nachdem der Rüssel mit der Mundhöhlenwand verwachsen ist, wird er von einer Muskelschicht umgeben, die mehrere Ringfasern und wenige radiäre Elemente enthält, hauptsächlich aber aus Längsmuskeln besteht.

Im Gegensatz zu dieser schwachen Rüsselmuskulatur umgiebt den vorderen Theil des Ösophagus eine sehr starke Ringmuskelschicht. Diese wird in radiärer Richtung von eigenthümlichen zelligen Elementen durchsetzt, die schon bei schwacher Vergrößerung sehr deutlich sind. Wir haben es hier mit Drüsenzellen zu thun, die theilweise zwischen den Ringfasern, theilweise an der Peripherie der Muskelmasse liegen. Bei mittlerer Vergrößerung sieht man, dass diese langgestreckten Zellen ein feinkörniges Sekret enthalten, und dass ihr Kern ziemlich klein, oval, mit Nucleolus versehen ist (Fig. 21). Unter dem Epithel bildet das Sekret eine zusammenhängende Masse und dringt zwischen den Zellen hindurch, durch seine körnige Beschaffenheit überall leicht erkennbar.

Weiterhin hört der starke Ringmuskel auf, während sich der Schlund plötzlich stark erweitert. Die Drüsenzellen werden etwas größer und heller, so dass sie ein wenig verschieden aussehen, doch bleibt ihr Sekret von ähnlicher Beschaffenheit. An dieser Übergangsstelle liegen die Buccalganglien.

Von hier an zeigt die Schlundwand ein solches Bild, wie ich es in Fig. 22 dargestellt habe. Unter dem mäßig stark gefalteten Epithel liegt eine Längsmuskelschicht, darauf folgt ein ziemlich schwacher Ringmuskel. Beide werden durchsetzt einmal von den Ausführungsgängen der Schlunddrüsen, sodann von radiären Muskelzügen, welche zur Leibeswand ziehen; das diese Züge umgebende Bindegewebe ist quergerunzelt. Außerhalb der Drüsen sind zahlreiche Buccalnerven und die ventrale Buccalkommissur sichtbar, und das hier befindliche Bindegewebe ist ein sehr lakunenreiches, das wenig zellige Elemente enthält.

In diesen erweiterten Theil des Schlundes nun ragt von hinten her ein Körper, der aus äußerst lockerem Bindegewebe besteht und von niedrigem Epithel bekleidet ist. Dieser im Querschnitt rundlich dreieckige Körper hat ventral einen sich allmählich mehr und mehr vertiefenden Einschnitt (Fig. 14). Weiter hinten verwächst derselbe mit der dorsalen Schlundwand, während er sich in seine beiden Hälften theilt und während das innere Gewebe eine kompakte Beschaffenheit annimmt. So läuft dieser eigenthümliche Körper nach hinten in zwei

Schlundfalten aus. Zwischen diesen öffnet sich alsdann der Schlund und führt in den Mitteldarm hinein (Fig. 15). An der Stelle, wo der beschriebene Körper in die Falten ausläuft, verstärkt sich die Ringmuskulatur wieder ganz bedeutend; zwischen den beiden dorsalen Falten öffnet sich, wie gesagt, der Schlund zunächst, setzt sich dann aber noch ein beträchtliches Stück weiter nach hinten fort. Hier in seinem Endtheile zeigt er demnach einen hufeisenförmigen Querschnitt; die Ringmuskulatur schwindet allmählich und das Bindegewebe nimmt einen solchen stark lakunären Bau an, wie ich es von jenem Körper angegeben habe, der den Schlund verengt und in seiner medianen Rinne dorsal in den Mitteldarm führt.

Der ganze Vorderdarm nimmt etwa ein Viertel der Länge des Thieres ein. Von irgend welcher Andeutung einer Reibplatte habe ich nichts gesehen.

Weniger ist über die Verhältnisse des Mitteldarmes zu sagen, der eine ganz ähnliche Beschaffenheit zeigt, wie bei anderen Arten. Er hat einen weiten Hohlraum, in welchen dorsal und ventral Längsfalten hineinragen, die von einem niedrigen, bewimperten Epithel bekleidet sind und deren Höhlung in der Regel von einem äußerst lockeren Bindegewebe eingenommen wird. Von den Seiten her springen dagegen regelmäßige Querfalten vor, die so angeordnet sind, dass eine breitere immer auf eine etwas schmälere folgt. Ihr wenig umfangreicher Innenraum wird von dorsoventralen und radiären Muskelbändern durchzogen, im Übrigen von Bluträumen erfüllt.

Das Epithel in den seitlichen Darmtaschen ist ziemlich niedrig, mit rundlichen Kernen und von zahlreichen, kleinen, grünlichen Körnchen erfüllt. Von den Zellen lösen sich die oberen Theile ab und sind dann als runde, von Sekretkörnchen erfüllte Tropfen in Menge im Darm anzutreffen; außer den grünen Körnchen enthalten die Tropfen gewöhnlich noch ein oder mehrere Tröpfchen von verschiedener Größe, welche Kernen ähnlich sehen, aber offenbar auch Sekretstoffe enthalten.

Durch die Ausführungsgänge der Keimdrüsen wird im hinteren Theile des Thieres die Form des Darmes verändert; dieselben bilden an beiden Seiten in den Hohlraum vorspringende Wülste, die regelmäßigen seitlichen Querwände hören auf und werden von kleineren Falten in den Winkeln ersetzt (Fig. 28).

Dadurch, dass sich die Kloakengänge falten, wird dann der Darm noch mehr von den Seiten her eingeengt und die mit secernirendem Epithel bekleideten Falten hören ganz auf. Weiterhin verengt sich der Darm auch in dorsoventraler Richtung, während unter ihm die Vagina auftritt. Eine dorsale Doppelfalte springt weit ins Innere vor (Fig. 29);

diese wie die übrigen Falten enthalten meist ein ziemlich dichtes Bindegewebe und spärliche Bluträume. Der Darm wird allmählich rund, und endlich verbreitert er sich, so dass er zuletzt ein von oben nach unten zusammengedrücktes Rohr bildet; so läuft er schließlich in die Kloake aus (Fig. 30 u. 31). Das ziemlich flache Epithel des Enddarmes trägt starke Cilien; es ruht auf einer Ringmuskulatur von mäßiger Stärke.

Die Kloakenwand bildet sehr starke Falten, die Kiemen, die von vorn und oben nach hinten und unten verlaufen. Unter dem wahrscheinlich bewimperten, niedrigen Epithel liegt eine schwache Bindegewebsschicht, von der einzelne Züge durch den Hohlraum hindurchziehen, um sich an der Gegenwand anzuheften (Fig. 32). Im Inneren liegen zahlreiche Blutkörperchen. Am freien Rande der Blättchen ist das Epithel etwas höher und enthält hier eine Anzahl von Sinneszellen. Die Zahl der Blätter nimmt nach hinten zu und beträgt an der Kloakenöffnung 42. Das Vorderende der mittleren Blätter liegt über der hinteren Lateralkommissur und auch über dem hintersten Ende des Herzbeutels (Fig. 31), also vom Enddarm völlig getrennt.

Am Grunde der Blättchen, zwischen diesen und den abführenden Gefäßen, liegen in Maschen des Bindegewebes Elemente, die Wirén für Blutzellen hält, die in Entwicklung begriffen sind; es mag sein, dass hier in der That eine solche »Blutdrüse« vorliegt. Diese Zellen sind kleiner als Blutzellen, mit undeutlich körnigem Protoplasma und rundlichen, ziemlich kleinen und stark gefärbten Kernen.

Unter jedem Kiemenblatt zieht ein Blutraum von hinten nach vorn, der vermuthlich als abführendes Gefäß dient. Diese vereinigen sich vorn mit einander; die zwei neben der Mittellinie setzen sich über dem Perikardium nach vorn fort (*v*, Fig. 30), über ihre Bedeutung bin ich nicht klar geworden. Die Kiemengefäße hängen am Hinterende des Herzbeutels unmittelbar mit dem Vorhofe des Herzens zusammen. Dieser beginnt als ein ganz plattgedrücktes Rohr (Fig. 30), das sich allmählich mehr zusammenzieht (Fig. 29), bis es schließlich einen runden Querschnitt annimmt. Nun führt es in den Herzventrikel, der eine viel stärkere Wandung von muskulösem Gewebe besitzt (Fig. 39). Wo sich beide Theile mit einander verbinden, sieht man den Hohlraum des Ventrikels als ein hinten geschlossenes Rohr enden, unter welchem der halbmondförmige Hohlraum der Vorkammer liegt, der vorn in die Herzkammer ausläuft. So kommt eine Klappenvorrichtung zu Stande. Der Ventrikel ist kurz, gerundet dreieckig; bald verbindet er sich mit der Dorsalwand des Herzbeutels, während die Vorkammer und der hauptsächlich muskulöse Theil frei den Hohlraum desselben durchziehen.

Weiterhin schmiegt sich das Gefäß, in welches die Herzkammer allmählich ausläuft, der Perikardialwand an und unter ihm beginnen alsdann die Perikardialgänge, d. h. die Verbindungswege der Keimdrüsen mit dem Herzbeutel (Fig. 35).

Die Aorta zieht nun unter der Leibeswand, zwischen und über den Ausführungsgängen der Keimdrüsen, nach vorn, wobei sie bald bedeutend enger wird (Fig. 34 u. 13—15) und endet unmittelbar am Cerebralganglion, wo sie in unregelmäßige Lakunen ausläuft. Durch die Räume zwischen dem Vorderdarm und der Leibeswand wird das Blut zunächst allein weiter befördert; zwischen den vorderen Bauchganglien bildet sich dann ein ventraler Sinus heraus, der durch seine Umgebung eine bestimmte Form erhält, aber doch überall mit den Lakunen, welche den Darm umgeben, in Verbindung steht. Dieser Bauchsinus hört hinten vor der Vagina auf, entsendet aber einen starken Ast, der unter dem Enddarm weiter zieht (Fig. 29), sich alsdann theilt und nun mit seinen beiden Zweigen den Darm umfasst (Fig. 30). Endlich laufen diese Zweige in die Hohlräume in den Kiemenblättchen aus (Fig. 31), um durch diese, nachdem das Blut Sauerstoff aufgenommen, dieses wieder zum Herzen zu führen.

Die Leibeswand wird wie bei Neomenia carinata von zahlreichen Bluträumen durchzogen, die besonders im Rückenkiel auffallen, wo sie bis dicht an die Hypodermis hinanreichen und so umfangreich sind, dass man auf den Gedanken kommen kann, dass der Kiel zur Unterstützung der Athmung verwendet würde. Diese Bluträume sind wie die übrigen, mit denen sie zusammenhängen, lakunär.

Die Herzwand besteht aus einem Geflecht von Muskelfasern, das außen ziemlich dicht ist, nach innen lockerer wird (Fig. 39). Das Rückengefäß besitzt da, wo es über den Keimdrüsen verläuft, kaum eine eigene Wandung, weil diese mit der Umgebung verschmolzen ist; vorn dagegen über dem Schlunde ist es von einer Muskelhülle umgeben, in welcher Längs-, Ring- und wohl auch Radiärfasern sich verflechten. Neben dem Gefäß verlaufen zwei Längsmuskeln.

Von einer endothelialen Auskleidung des ganzen Zuges ist nichts wahrzunehmen. Indessen ist zu erwähnen, dass ich an manchen Theilen der Bluträume, so in der Wand der abführenden Kiemengefäße, flache Bindegewebskerne stellenweise ziemlich dicht beisammen gesehen habe, so dass hier wohl Anfänge einer Endothelbildung vorliegen.

Wie es schon bekannt ist, enthält das Blut der Neomenien zwei verschiedene Arten von Zellen (Fig. 49 und 50), größere runde oder eiförmige, meist ganz durchsichtige und wahrscheinlich scheibenförmige

Elemente mit bläschenförmigem Kern und kleinere Leukocyten mit deutlich körnigem Protoplasma.

Es ist mir aufgefallen, dass jede der beiden Zellarten in gewissen Theilen der Bluträume ganz bedeutend überwiegt, so die hellen in den Kiemenblättern und im weiten Anfangstheile des Rückengefäßes, die körnigen dagegen im vorderen Theile des letzteren.

Wie es Wirén angiebt, dass die drei von ihm untersuchten Neomenia-Arten sich in der Beschaffenheit der Geschlechtsorgane wenig unterscheiden, so verhält es sich auch mit Neomenia grandis. Das Übersichtsbild von den Ausführungsgängen bei N. carinata (Wirén, Taf. VII, Fig. 1) kann auch auf die bei meiner Art bezogen werden, doch ist Wirén über verschiedene Einzelheiten im Unklaren geblieben, die ich besser erkannt habe.

Etwa über dem Ende des Schlundes beginnen dorsal neben dem Rückengefäß zwei enge Blindschläuche, die Anfänge der »Perigonadialschläuche« nach Wirén's Bezeichnung. Sie bilden zunächst eine Anzahl kleiner Taschen, deren Epithel keine Keimstoffe erzeugt, weiterhin werden die Taschen größer und an ihrer Mittelwand bilden sich auf einer vertikalen Reihe von Falten die Eier. Man findet von ihnen alle möglichen Entwicklungsstadien; die kleinsten haben runde Kerne mit Nucleolus in dem kleinen, granulirten Zellleibe; in mittelgroßen Eiern ist der Nucleolus oft von einer sehr starken Membran umgeben, während die größten, die sich mehr an den Enden der Keimfalten befinden, immer eine große Anzahl von Kernkörperchen in dem ziemlich fein- und dichtkörnigen, von einer deutlichen Membran umhüllten Kern aufweisen (Fig. 39). Dicht gedrängte, ziemlich große Dotterkörner erfüllen die Eier, welche gewöhnlich an einer Seite viel stärker gefärbt sind als im Übrigen. Ihre Form richtet sich nach der Umgebung, daher können sie manchmal unregelmäßige Fortsätze haben. Die größeren sind von einer zarten, wie es scheint zelligen Hülle umgeben. Zwischen den basalen Theilen der Keimfalten finden sich kleine Elemente, deren chromatische Theile zu einem wurstförmigen Körper zusammengezogen sind, das sind Spermamutterzellen, die nicht zur Reife gekommen sind (Fig. 37). Die Keimfalten bestehen aus einem fasrigen, wohl mehr sehnigen als muskulösen Gewebe und sie enthalten kleine Bluträume.

Die Taschen entsprechen in der Hauptsache den Zwischenräumen zwischen den Darmsäcken; in der Mitte sind sie immer durch eine Scheidewand getrennt, von der die Keimfalten entspringen. Das Epithel, welches die Gänge und den Hohlraum der Taschen bekleidet, ist sehr niedrig und cilienlos; über den Gängen liegen Längsmuskeln, die sich nach den Seiten hin verstärken (vgl. p. 228).

Am Hinterende der Keimdrüsen, vor dem Herzbeutel befindet sich eine Anzahl von Säcken, die keine Keimstoffe erzeugen; dieselben sind ziemlich groß und enthalten nur einige völlig reife Eier, die von einer schleimigen Substanz mit zahlreichen Spermatozoen umgeben werden (Fig. 34). Entwicklungsstadien von Keimstoffen fehlen vollständig. Demnach stellen diese Säcke Räume dar, in welchen die reifen Eier zuerst dem durch Begattung aufgenommenen Samen ausgesetzt werden.

Diesen Säcken schließt sich der große Herzbeutel unmittelbar an, der von einer Menge reifer Eier erfüllt wird; die Perigonadialgänge treten dorsal in ihn hinein (Fig. 35). Aus den Fig. 29—31 geht hervor, dass das Perikard den ganzen dorsalen Theil der hinteren Eingeweidemasse einnimmt und dass es hinten bis zum Ende des Darmes reicht. Hier ganz in seinem hintersten Theile treten von ihm seitlich die Kloakengänge ab (Fig. 30). Jeder derselben zieht als ein mäßig weites Rohr zunächst abwärts, wendet sich dann nach vorn und nähert sich wieder dem Perikard. Nun giebt er ventral einer starken Aussackung, die ich als Ampulle bezeichnen will, ihren Ursprung (Fig. 29), um dann, sich noch etwas erweiternd, eine Schlinge zu bilden. Nachher setzt er sich als ein sehr enger Kanal nach vorn fort (Fig. 28). Dieser theilt sich alsdann; der eine Zweig zieht weiter nach vorn und tritt seitlich zu einer zusammengedrückten Blase, die ich als Receptaculum seminis ansehe, der andere dagegen biegt nach der Mediane des Thieres um und führt in den nach hinten gerichteten, drüsigen Theil des Kloakenganges. Dieser bildet vor der soeben erwähnten Ampulle eine starke Windung; hinter dieser liegt er neben dem Enddarm, dann rückt er unter diesen herab und verbindet sich schließlich mit dem Gange der andern Seite. Der gemeinsame Endtheil führt dann schräg herab und mündet in das »Kopulationsorgan«. Dieses liegt in einer tiefen Tasche, welche ich als Vagina deute (Fig. 29—31, 42—43), während Wirén sie als »Vorhof« bezeichnet, und es bildet vorn einen mit Papillen besetzten Vorsprung der Dorsalwand derselben, der sich nach hinten verstärkt und hinter der Ausmündung der Kloakengänge von der Scheidenwand ablöst (Fig. 43), um bis zum Ende den Hohlraum einzunehmen. Sein Querschnitt ist hinter der Mündung der Kloakengänge dorsal gewölbt, ventral ausgehöhlt, weiter nach hinten wird er rechteckig. Seine Ventralseite wird von zahlreichen Papillen besetzt, die hinten auch die Seiten und das Ende einnehmen.

Über den Bau der Kloakengänge sei bemerkt, dass ihr nach vorn gerichteter Theil von einem ziemlich niedrigen, bewimperten Epithel bekleidet wird, während der nach hinten gerichtete Theil unter dem aus schmalen, netzartig verbundenen Wimperzellen gebildeten Epithel eine sehr starke Schicht von Drüsenzellen aufweist. Das eigenthümliche Bild, welches diese gewähren, habe ich in Fig. 40 darzustellen versucht. In die Längsfalten, welche dieser Theil bildet, ragen zarte bindegewebige Lamellen hinein. Die ganzen Gänge sind von einer ziemlich schwachen Muskelschicht umhüllt.

Das Epithel des Herzbeutels ist niedrig, mit rundlichen Kernen, in meinen Präparaten ohne deutliche Cilien; es ruht auf einer eigenen Muskellage.

Die Vagina und namentlich das Kopulationsorgan besitzt eine starke Muskulatur. Durch mehrere starke Muskeln wird sie an der Leibeswand befestigt, hauptsächlich durch ventrale Züge, die von der Bauchmitte des Hautmuskelschlauches entspringen; einer mit ziemlich kurzem Verlauf heftet sich am Vorderende der Vagina an, andere an den seitlichen Kanten und besonders in der Nähe des Überganges der Scheidenwand in die ventrale Leibeswand (Fig. 31).

Der zuerst beschriebene Muskel liegt etwa da, wo nach Wirén's Fig. 9 (Taf. VII) das Diaphragma sich befinden soll, von dem ich, wie p. 229 gesagt, nichts gesehen habe. Ein paar seitliche Rückzieher (Fig. 29, 30 *copr*) sind ziemlich lange, kräftige Muskeln, die sich von den Seiten der Leibeswand ablösen und in der Nähe der Ausmündung der Kloakengänge an der Wand der Vagina anheften, daher sind sie jedenfalls hauptsächlich als Retractoren des Kopulationsorgans anzusehen.

Die Wände der Vagina enthalten Längs-, Ring- und Radiärmuskelfasern, die ein dichtes Geflecht bilden. Der mediane Endtheil der Kloakengänge wird auch von der starken Muskulatur des Kopulationsorgans umhüllt. Dieses ist ähnlich dem Fuße der Lamellibranchier ein stark muskulöses und schwellfähiges Organ; die Muskelfasern verlaufen in dorsoventraler und horizontaler Richtung, während die longitudinalen sich in die Retractoren fortsetzen dürften. Die Blutlakunen nehmen die Räume zwischen den Muskelzügen ein. Die ventralen Papillen haben scharfe Spitzen; in ihnen liegen knorpelartige Bindegewebszellen, welche um eine in der Spitze gelegene schalenartig angeordnet sind (Fig. 45). Dass diese Papillen nicht von einem Schwellgewebe erfüllt sind, wie Wirén annimmt, folgt einfach daraus, dass sie beim konservirten Thier ihre Form behalten, während Schwellgewebe ohne Zweifel zusammengeschrumpft wäre. Zu erwähnen ist noch, dass die Basalmembran dorsal sehr stark ist, während sie in den Haftpapillen ziemlich schwach wird.

Der Hohlraum der Vagina ist im vorderen Theile dreieckig (Fig. 29), weiter viereckig (Fig. 30), alsdann wird er in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt. Überall ist er durch starke Längsfalten eingeengt.

Im hinteren Theile, wo er das Kopulationsorgan enthält, ist er wieder rechteckig, ziemlich groß (Fig. 43), wird aber am Ende kleiner. Hinter dem Rande der Falte, welche die Vagina von der Kiemenhöhle trennt, stehen einige Kiemenblättchen, die von der seitlichen und hinteren Kloakenwand entspringen.

Das Epithel der Vagina ist vorn mäßig hoch, unbewimpert, in dem zusammengedrückten Theile, besonders in der ventralen Wand dem Kopulationsorgan gegenüber, enthält dasselbe zahlreiche Drüsenzellen von muköser Beschaffenheit (Fig. 44).

Dass ich Wirén's »Vorhof« für eine Vagina halte, hat darin seinen Grund, dass er nach seiner Form als solche und nur als solche sicher sehr gut verwendbar ist, der Endtheil der Kloakengänge dagegen nicht. Auch habe ich darin um die Ausmündung der Kloakengänge herum Samenmassen gefunden; solche finden sich auch in dem erweiterten Anfangstheile der Kloakengänge und namentlich in der Ampulle in größter Menge, spärlicher im Receptaculum seminis und, wie ich schon erwähnt habe, auch in den hintersten unfruchtbaren Gonadialsäcken.

Auf jeder Seite des Thieres liegt ein sehr langer Stachel, dorsal von einer rinnenförmigen Scheide umgeben; Wirén nennt dieses Organ »strangförmige Körper«, ich möchte es lieber als Penisstachel bezeichnen, da es höchst wahrscheinlich ist, dass diese beiden Stachel in irgend einer Weise bei der Begattung zur Verwendung kommen. Dieselben sind schräg von oben nach unten und der Mitte gerichtet; das Vorderende, an dem sich ein starker Retractor anheftet, der von der laterodorsalen Leibeswand entspringt, wird seitlich und dorsal vom Receptaculum seminis umgeben, dann tritt er unter den drüsigen Theil der Kloakengänge und hinten nähert er sich der Vagina, liegt unter und schließlich in deren ventraler Wand. In einiger Entfernung vom Hinterende des Stachels hängt das ihn umgebende Epithel mit dem der Vagina zusammen, indem dieses sich tief ausbuchtet. Vorher ist der Stachel von einer deutlichen Ringmuskulatur umgeben und hinter dieser Kommunikation liegt er unter der ventralen Wand der Vagina und sein Ende steckt in deren Muskulatur.

Sowohl der Stachel wie die Rinne bestehen vorn sehr deutlich aus einer unverkalkten Cuticularsubstanz; beide Theile sind hier von einander getrennt (Fig. 46) und jeder wird von einem Epithel umgeben, das die Matrix darstellt und dem sich die Muskulatur anheftet. Diese Epithelzellen sind mehr oder weniger hoch, längsfaserig, mit kleinen, ovalen, wenig gefärbten Kernen. In der Mitte hebt sich ein stärker lichtbrechender und jedenfalls härterer, peripherer Theil ab, der Stachel scheint sogar hohl zu sein (Fig. 47), während die Hinterenden vollständig verkalkt sind. Scheide und Stachel sind genau gleich lang. Dieselben werden im größten Theile ihres Verlaufes von einer gemeinsamen, ziemlich dünnen Epithelhülle umgeben, die einer starken Basalmembran aufsitzt. Diese schließt sich an ein muskulöses Gewebe, das zumeist aus Ring- und Längsfasern besteht und von Bluträumen durchzogen wird; auch liegt darin ein Nerv, der vom hinteren Bauchganglion abgeht, wie schon p. 231 angegeben ist. Während die Retractoren am Ende inseriren, scheinen die Vorzieher sich dicht dahinter anzuheften; über deren Verlauf und Ursprung bin ich allerdings nicht ins Reine gekommen. Das Ganze hängt an einem muskulösen Bande, das sich von der Hülle der drüsigen Kloakengänge ablöst.

In die Hülle um dieses Organ mündet eine umfangreiche Drüse, was Wirén auch für andere Arten angiebt. Dieselbe zeigt auf beiden Seiten etwas verschiedene Form. Von der Mündung in die Hülle des Stachels zieht sie zuerst seitlich von diesem nach vorn, entfernt sich allmählich mehr von ihm, wobei sie umfangreicher wird, in seitlicher und dorsaler Richtung; weiter biegt sie nach hinten, oben und der Mitte um. Dieser rückwärts gerichtete Theil erweitert sich rechts ziemlich stark und endet dann, während der linksseitige, ohne sich mehr zu erweitern, nochmals nach vorn umbiegt, daher ist durch den in Fig. 29 dargestellten Schnitt die Drüse dreimal getroffen worden. Der dem Stachel zunächst liegende Theil ist von rundem Querschnitt, von einer ziemlich kräftigen Ringmuskulatur umgeben, der obere etwas zusammengedrückt und enthält einige Fältchen; hier sind nur wenige Muskeln in der Wand vorhanden.

Das Epithel der Drüse besteht aus Stützzellen, die lange, aber stellenweise schlecht erhaltene Cilien tragen, und schmale, etwa in der Mitte gelegene Kerne enthalten, und aus Drüsenzellen mit runden, basalen Kernen (Fig. 48). Der Inhalt dieser Zellen war größtentheils entleert; er färbt sich sehr stark mit Methylenblau und mag daher von muköser Art sein, im Inneren der Drüse ist er in Form größerer und kleinerer Tröpfchen vorhanden, danach scheint er dünnflüssig zu sein. Der neben dem Stachel liegende Endtheil, der als Ausführungsgang dient, ist von geringerem Durchmesser und von niedrigem Epithel bekleidet.

Die bedeutenden Zwischenräume zwischen den inneren Organen der Abdominalgegend werden von mehr oder weniger unregelmäßigen Bändern eines theilweise muskulösen und Bluträume enthaltenden Gewebes durchzogen. Dieselben werden von einem Epithel bekleidet, das bald sehr flach mit plattgedrückten Kernen, stellenweise auch unvollständig ist, aber an manchen Stellen, besonders an dem den Penisstachel umgebenden Gewebe sehr dicht und auffällig ist (Fig. 47). Das scheint mir recht bemerkenswerth, dass hier in der »primären Leibeshöhle« ein ganz deutliches Epithel vorhanden ist, und es kann zweifelhaft erscheinen, ob dieses nicht gegen die Deutung dieser Hohlräume als primäre Leibeshöhle spricht. Ich glaube das nicht, sondern ich halte dieses Epithel für gleichwerthig mit jenen Zellen bindegewebiger Art, welche die Bluträume bald mehr, bald weniger dicht und vollständig auskleiden. Ich wüsste wenigstens nicht, welchen Ursprung das Epithel sonst haben könnte. Immerhin ist sein Vorhandensein eine vergleichend-anatomisch nicht unwichtige Thatsache.

Nach dieser Beschreibung wird wohl ein Zweifel, dass die vorliegende Art zur Gattung Neomenia gehört, ausgeschlossen sein, die Körperform, die Beschaffenheit der Leibesbedeckung, der Muskulatur und des Nervensystems, des Darmes und der Keimdrüsen, sowie der Organe in und an der Kloake lassen keinen Zweifel daran. Von den drei Arten, die Wirén untersucht hat, steht der Typus der Gattung, Neomenia carinata, der meinigen am nächsten. Indessen müssen trotzdem die Gattungsmerkmale, die Wirén (p. 15) aufgestellt hat, theilweise verändert werden, namentlich sind die negativen Merkmale: Fehlen von Schlunddrüsen und Fehlen des dorsoterminalen Sinnesorgans für meine Art als unrichtig erwiesen. Die Falten in der Bauchfurche sind in Mehrzahl vorhanden, aber vorn und hinten kann ihre Zahl verschieden sein; die Furche läuft nicht immer in die Kloake aus.

Proneomenia (Amphimenia)[1] neapolitana Thiele.

Im Jahre 1889 habe ich (diese Zeitschr. Bd. XLIX, p. 429 Anm.) als Proneomenia neapolitana ein Thier bezeichnet, das eine Länge von ca. 3 cm und eine Dicke von ungefähr 1,5 mm besitzt, über seine Organisation aber nur gesagt, dass sie in den wesentlichen Punkten mit der von Proneomenia sluiteri, dem Typus der Gattung, übereinstimme. Vorher hatte ich (l. c., p. 392) kurz die Hypodermisfortsätze der Art beschrieben und die Vermuthung ausgesprochen, dass sie auf die Oberfläche ausgeübten Druck zur Wahrnehmung bringen mögen. Später habe ich (Biolog. Centralbl. XI, p. 725) erwähnt, dass ich bei dieser Art die Bildung von Stacheln in Einsenkungen der Hypodermis mit einer großen Bildungszelle beobachtet habe.

Durch einen genaueren Vergleich der Organisation der Proneomenia neapolitana mit der anderer, von verschiedenen Autoren und von mir untersuchter Arten habe ich nun aber doch eine Reihe von Eigenschaften gefunden, durch welche jene Art gekennzeichnet und von anderen unterschieden ist. Daher will ich nun eine eingehende Beschreibung derselben geben, um ihre Merkmale festzustellen, was ja nach den früheren Angaben nicht gut möglich ist.

---

[1] Über die Untergattungen von Proneomenia s. p. 272.

Äußerlich zeigt das Thier wenig Bemerkenswerthes, es ist rund, langgestreckt, wie aus den angegebenen Maßen folgt; ventral liegt vorn die Mund-, hinten die Kloakenöffnung, dazwischen, aber beide nicht erreichend, die vorn etwas erweiterte Bauchrinne.

Der Körper ist von einer sehr mächtigen Cuticularschicht umhüllt, welche nur in der Bauchrinne unterbrochen ist, ihr äußerer Umriss ist wie gewöhnlich etwas unregelmäßig. Durchsetzt wird diese Schicht von zahlreichen Kalkstacheln, welche in zwei verschiedenen Formen auftreten. Die einen sind ziemlich klein, hohl, an beiden Enden zugespitzt, meist etwas gebogen, die anderen sind bedeutend größer, nur an einem Ende zugespitzt, am anderen Ende etwas gerundet oder in einen scharfen Rand auslaufend (Fig. 52). Diese beiden Stachelarten sind auch verschieden angeordnet, die kleinen liegen tangential oder schräg in der Cuticularschicht, während die großen senkrecht, d. h. radiär in derselben stecken und mit ihren Spitzen über diese hinausragen (Fig. 51). Ventral dürften die letzteren fehlen, während die kleineren auch radiäre Richtung zeigen, namentlich unmittelbar an der Bauchrinne, die von den sich schräg zusammenneigenden Stacheln abgeschlossen wird.

Die Cuticularschicht wird von einer einschichtigen, im Ganzen glatten Hypodermis erzeugt, welche ziemlich niedrig ist und größtentheils aus einer Zellart besteht, welche rundliche Kerne mit einigen Chromatinkörnchen enthält; nach außen zeigen die Zellen ähnlich wie ich es von Neomenia erwähnt habe, einen deutlichen Umriss. Zwischen ihnen liegen kleine, helle, runde Zellen zerstreut, die einen scharfen Umriss haben und kleine, runde, stark gefärbte Kerne enthalten.

Von der Hypodermis erheben sich recht zahlreiche Fortsätze in die Cuticularschicht, die ganz aus Hypodermiszellen bestehen ohne einen bindegewebigen Zapfen; sie sind keulenförmig, im unteren Theile deutlich faserig durch die langgezogenen Zellen, die Kerne sind eben so wie in den Hypodermiszellen beschaffen, während kleinere, runde Kerne zu Drüsenzellen zu gehören scheinen, die meist in Mehrzahl vorhanden sind, ihr Inhalt ist grobkörnig und wird von Karmin stark gefärbt. Öfters lagen im äußeren Theile der Fortsätze runde, körnige Elemente mit kleinen Kernen, jedenfalls auch von drüsiger Beschaffenheit. Diese Fortsätze sind nach außen von der Cuticularsubstanz umgeben, die hier einen mehr oder weniger großen Hohlraum umschließt. Manchmal sah ich eine Faser von einem Fortsatze schräg durch die unterliegende Ringmuskelschicht hindurchziehen und gelegentlich auch eine spindelförmige Zelle mit rundlichem Kern, die man wohl als Ganglienzelle ansehen darf.

Wiederholt habe ich die großen radiären Stacheln mit ihrem unteren Ende in einer starken Einsenkung der Hypodermis stecken gesehen, deren Grund eine ziemlich große Zelle bildete (Fig. 54 u. 55). Am nächsten liegt doch jedenfalls die Annahme, dass solch ein Spiculum noch in Bildung begriffen ist und dass die Basalzelle seine Mutterzelle darstellt. Hierauf bezieht sich meine früher im Biolog. Centralblatt gemachte Angabe. Diese Zelle dürfte später degeneriren, während der Stachel allmählich nach außen vorgeschoben wird. Über Jugendstadien von Stacheln bin ich nicht recht klar geworden, es wäre möglich, dass das in Fig. 57 dargestellte Gebilde die Anlage eines Stachels darstellt: eine ziemlich große Blase mit basalem Kern, die von der Umgebung durch gelbliche Färbung absticht.

In der Bauchrinne liegt eine ziemlich schmale Mittelfalte, daneben jederseits eine kleinere, welche die stachelführende Cuticula abgrenzt. Die Mittelfalte ist von einem Wimperepithel bekleidet, dessen Zellen außen von einer deutlich doppelt kontourirten Cuticula abgegrenzt sind und rundliche oder ovale Kerne enthalten. Zwischen diesen fallen schmale, spindelige Kerne auf, besonders am freien, zugeschärften Rande der Falte (Fig. 60); diese können wohl kaum anders gedeutet werden, als zu Sinneszellen gehörig. Daher wird man es verständlich finden, dass ich die Falte für zum Tasten geeignet erklärt habe (9, p. 510) und noch erkläre, trotz Wirén's Einspruch. Der vom Epithel umschlossene Innenraum wird von einigen Fasern durchzogen, dazwischen liegt eine Anzahl spindeliger Kerne. Von Bluträumen ist in der Umgebung der Bauchrinne nichts vorhanden.

Vorn zeigt die Rinne wie gewöhnlich eine bedeutende Erweiterung, welche durch einen medianen Vorsprung der dorsalen Wand in zwei schräg nach den Seiten und nach vorn, wo sie unweit hinter der Mundhöhle enden, gewendete Blindsäcke getheilt wird; dieselben werden fast ganz von den kolossalen Cilien erfüllt, die auf den Epithelzellen stehen. Diese haben eine mäßige Höhe und schließen ziemlich dicht zusammen. In diese Höhle münden die Ausführungsgänge von Drüsenmassen, die sehr weit ins Innere hineinreichen, indem sie nicht nur an den Seiten des Schlundes liegen, sondern diesen auch dorsal umgeben und noch an den Seiten des dorsalen Blinddarmes hinaufreichen. Ihre Ausführungsgänge verlaufen zwischen den Fasern der Muskelzüge, welche zu den Einstülpungen hinabziehen. Die Zellen, die gewöhnlich durch ihre Nachbarzellen in die verschiedensten Formen gepresst werden, werden von Methylenblau ziemlich dunkel gefärbt, ihr Inhalt ist feinkörnig, der Kern ziemlich groß, oval, hell, mit deutlichem Nucleolus (Fig. 59).

Der mediane, vorn stumpfwinkelige Vorsprung wird nach hinten allmählich schmäler, die Drüsenzellen nehmen an Zahl und Länge ab und gruppiren sich in zwei Längszügen in der Nähe der Bauchnervenstränge (Fig. 58); sie münden hauptsächlich zwischen den Falten aus.

Dass die hinteren Drüsen von den vorderen irgendwie verschieden wären, kann ich nicht finden, sie zeigen dieselbe feinkörnige Beschaffenheit des Sekretes, dieselbe Form der Kerne, dieselbe Färbung (Fig. 59*a*).

Hinten vor der Kloakenöffnung verschwindet jede Spur der Bauchrinne, zuerst die Falte, dann die Drüsen, endlich auch der Einschnitt der Cuticula, so dass die Rinne vollständig von der Kloake getrennt ist. In dem Zwischenraum zwischen beiden liegt unter der Hypodermis eine eigenthümliche Bildung, die ich später beschreiben werde, die wohl zweifellos exkretorische Präanaldrüse.

Unter der Hypodermis liegen sehr vereinzelt ziemlich große, körnige Drüsenzellen, deren Leib sich der Hypodermis anschmiegt (Fig. 56), weil die dichte Ringmuskulatur jedenfalls ihre radiäre Lage verhindert.

Der Hautmuskelschlauch ist kräftig und zeigt zwischen den Fasern nur spärliche Bindesubstanz. Unter der Hypodermis, die auf einer kaum abgesetzten Basalmembran ruht, liegt eine Ringmuskelschicht, deren langgestreckte, wenig granulirte Kerne man in den Querschnitten antrifft (Fig. 56). Darauf folgt eine aus zwei sich kreuzenden Faserlagen bestehende Diagonalmuskulatur, die so beschaffen ist, dass in der dorsalen Mittellinie diejenige Faserschicht, die in der einen Körperhälfte zu äußerst liegt, sich in der anderen als die innere fortsetzt; dadurch kommt ein Geflecht der Fasern zu Stande (Fig. 61). Zu innerst liegt eine Längsmuskellage, welche deutlich eine Anordnung in Bündel zeigt (Fig. 81); das hängt wohl theilweise damit zusammen, dass dieselbe von den transversalen und radiären Bündeln, die sich an der Leibeswand anheften, zertheilt wird.

Zwischen der Ringmuskulatur und den Diagonalfasern schiebt sich ventral neben der Bauchrinne noch eine äußere Längsmuskellage ein, deren Fasern weniger dicht bei einander liegen als die der inneren Längsmuskulatur. Sie wird durch die Ausläufer der Diagonal- und Transversalmuskeln der anderen Seite in eine Anzahl von Bündeln, meist fünf, getheilt (Fig. 58).

Seitenganglion (*gla*) und die (*pc*) zu den vorderen Bauchganglien. Das vordere Seitenganglion entsendet nach vorn zwei starke, Anfangs gangliöse Nerven (Fig. I *a*, rechts), die gleichfalls die Sinnesorgane der Mundhöhle versorgen, doch auch Zweige abgeben, die sich, wie es scheint, zur vorderen Leibeswand begeben. Die Kommissur zum vorderen Bauchganglion hängt, so viel aus den Schnitten zu entnehmen ist, mit dem vorderen Seitenganglion zusammen (Fig. I *c*, *d*, rechts), doch auch, jedenfalls indem sie sich theilt, mit dem oberen Schlundganglion (pc_1); dieselbe giebt einen starken Nerv ab (Fig. I *d*, *e*, links, *g*—*i*, rechts), der in der Mitte zwischen der Mundhöhle und der vorderen Bauchgrube hinabzieht und wahrscheinlich die Umgegend der letzteren innervirt. Sodann geht vom Seitenstrange dicht hinter dem vorderen Seitenganglion ein Konnektiv zum vorderen Bauchganglion ab (Fig. I *lpc*, links). Eigenthümlich ist das Verhalten der Buccalkonnektive, da diese, wenn ich die Bilder richtig deute, durch eine unmittelbar hinter dem Cerebralganglion gelegene Kommissur (Fig. I *l*—*n*) zusammenhängen; sie gehen vom Hinterende des Ganglions ab (*n*) und ziehen nach ihrer Vereinigung seitwärts herab und dann nach hinten. Ich konnte sie nicht weit verfolgen, jedenfalls verlaufen sie an den Seiten des Schlundes, von dessen Drüsen umgeben, bis zu den Buccalganglien, die unter dem Schlunde und hinter der Radula gelegen sind, das linke etwas hinter das rechte verschoben (Fig. 79).

Die vorderen Bauchganglien liegen seitlich von der vorderen Bauchgrube dem Epithel dicht an; sie stellen sich als im Querschnitt runde, ziemlich große Knoten dar, von denen Nerven sowohl nach der Mitte als auch nach den Seiten zur Leibeswand ziehen. Hinter der Einstülpung zieht eine ziemlich geradlinig verlaufende Kommissur nach der anderen Seite, auch, so viel ich erkennen konnte, noch eine zweite weiter hinten. Dicht hinter diesen Knoten schwellen die Bauchstränge zweimal stark an, um weiterhin ohne merkliche Verdickung nach hinten zu ziehen. Außer den Konnektiven zu den Seitensträngen und den ventralen, der Leibeswand anliegenden Kommissuren geben sie Nerven zur Leibeswand ab, und zwar mediane, die in die Nähe der Bauchfalte zu verfolgen sind, und seitliche, die in den Hautmuskelschlauch eintreten. Hinten vor der Kloake sind sie merklich angeschwollen (Fig. 89).

Die Seitenstränge sind im Querschnitt oval, von etwas kleinerem Durchmesser als die Bauchstränge, im größten Theil des Leibes ohne merkliche Anschwellungen; solche finden sich hinten, neben dem Enddarm und sie hängen durch eine gangliöse Kommissur zusammen, die unter dem Hinterende des Herzbeutels liegt (Fig. 94) und die Anfangstheile der Kloakengänge kreuzt. Starke dorsale Nerven zur Leibeswand habe ich wiederholt von den Seitensträngen abtreten gesehen.

Die Histiologie des Nervensystems unterscheidet sich nicht erheblich von der bei Neomenia. Das obere Schlundganglion hat dorsal eine stärkere, koncentrisch faserige Hülle als ventral, wo sie homogen ist. Unter derselben sind dorsal, außerhalb und zwischen den Ganglienzellen, sternförmige Gliazellen vorhanden, deren Kerne oval, granulirt und größer sind als ventral, wo sie ähnlich wie in den Nerven mehr gestreckt, sowie dunkler und gleichmäßiger gefärbt sind. Die Fig. I *c*—*i* zeigen, dass die ventrale Hälfte des Ganglions bedeutend weniger Ganglienzellen enthält als die dorsale. Diese sind im Wesentlichen von ähnlicher Art wie bei Neomenia, ich finde größere und etwas kleinere mit runden Kernen, die außer kleineren Körnchen einen Nucleolus enthalten, und mit einem in die Fasermasse gerichteten Stammfortsatz von ziemlicher Stärke. Außerdem sind kleinere Zellen vorhanden, zum Theil in einzelnen Zügen mehr im Inneren des Ganglions, die etwas in die Länge gezogen sind, entsprechend der Richtung der umliegenden Fasermasse.

Die Zellen der Ganglienmassen um die Mundhöhle enthalten mittelgroße Kerne mit mehreren Körnchen; die Form der Zellen ist mir nicht klar geworden, jedenfalls sind sie von geringer Größe und haben vermuthlich mehrere Fortsätze, mit denen sie zusammenhängen.

Die Verdauungsorgane beginnen mit der in einiger Entfernung vom Vorderende gelegenen Mundöffnung, welche einen ziemlich langen, längs gerichteten Spalt darstellt und in die geräumige Mundhöhle führt. Diese ist nach vorn etwas blindsackförmig ausgebuchtet, hinten wird sie niedriger und verschwindet in geringem Abstande von der vorderen Bauchgrube; sie enthält einen ventralen, die äußere Öffnung vorn und an den Seiten umgebenden Wulst, die Mundleisten, und einen ähnlichen Wulst an der Dorsalwand, der hufeisenförmig von vorn nach hinten ausläuft, die Mundfalte. Zwischen beiden entspringt von der Vorderwand und den Seitenwänden eine große Zahl wenig verzweigter Cirren, durch welche die Mundhöhle zum größten Theil erfüllt wird (Fig. 70). Diese Cirren sind von einem kubischen, von einer zarten Cuticula bekleideten Epithel bedeckt, während ihr Inneres fast ganz von Längsfasern, die wahrscheinlich meistentheils nervös sind, eingenommen wird (Fig. 75). Von zelligen Elementen habe ich im freien Endtheil wenige ovale, jedenfalls drüsige Zellen mit kleinen Kernen gesehen, ähnlich wie ich sie schon von den Hypodermisfortsätzen erwähnt habe und wie sie namentlich im Epithel der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen in Menge vorkommen. Die Epithelzellen in diesem drüsigen Endtheil sind nach innen hin faserartig ausgezogen und hängen wohl mit Nervenfasern zusammen.

Die Wandung der Mundhöhle wird überall da, wo sie diese Cirren trägt, von einer sehr starken Schicht von gangliösen Zellmassen umgeben, die undeutlich zu Knötchen angeordnet sind und mit den oberen Schlund- und vorderen Seitenganglien durch die Verzweigungen der vorher beschriebenen Nerven zusammenhängen. In der Umgebung dieser nervösen Schicht war eine Anzahl von Pigmentzellen wahrzunehmen.

Die dorsalen und ventralen Wülste der Mundhöhle sind von einem ziemlich hohen, stark bewimperten Epithel mit ovalen Kernen bekleidet; in den Mundleisten ist eine Anzahl von Sinneszellen mit spindeligen Kernen wahrzunehmen. Auch in dem cuticularisirten Epithel der Mundspalte kommen spindelförmige und kleine runde Zellkerne ziemlich zahlreich vor; die Cuticula enthält hier zahlreiche feine Stacheln, die etwas schräg nach außen gerichtet sind. Ob auch die Cuticula selbst in derselben Richtung faserig ist oder ob ein solches Aussehen durch aufgelöste Stacheln hervorgerufen wird, ist mir zweifelhaft geblieben. Der Innenraum der Wülste wird von einem kompakten, von Muskelfasern hauptsächlich in Längsrichtung durchzogenen Gewebe erfüllt, worin einige kleine körnige Elemente, die Ausführungsgänge von Drüsenzellen, auffallen.

Zwischen den Schenkeln der dorsalen Mundfalten wölbt sich die Wand allmählich ziemlich stark vor und das Epithel, das hier, wie es scheint, unbewimpert ist, enthält außer einigen Sinneszellen die Ausführungsgänge von körnigen Drüsenzellen, die oberhalb der die Mundhöhle umgebenden Muskulatur gelegen sind. Die letztere besteht aus Längs- und Ringfasern, seitlich gehen zahlreiche Fasern zur Leibeswand, um die Mundhöhle an dieser zu befestigen.

In diesem vorgewölbten Theile der dorsalen Mundwand liegt die recht winzige Öffnung des Schlundes. Dieser wird von einem sehr stark gefalteten Epithel mit ovalen, in der Nähe der Oberfläche gelegenen Kernen bekleidet (Fig. 73), worin die Ausführungsgänge sehr zahlreicher, außerhalb der Schlundmuskeln gelegener Drüsenzellen sich befinden. Diese sind mehr oder weniger deutlich in Gruppen angeordnet, ihr Körper ist von mäßiger Größe, mit kleinem, rundlichen Kern und von einem gelblichen, schwach von Karmin gefärbten, deutlich körnigen Inhalt erfüllt.

Der Schlund liegt, umgeben von einer mäßig entwickelten Ringmuskulatur und einer Längsfaserschicht, zunächst über dem hinteren Theile der Mundhöhle, sodann über der vorderen Bauchgrube. Dahinter erweitert sich sein Lumen, während durch zwei dorsale Wülste ein mittlerer Theil von einem im Querschnitt halbmondförmigen äußeren und unteren Theil abgegrenzt wird. In diesen Wülsten liegen die beiden Ausführungsgänge der Speicheldrüsen (Fig. 72). Weiter hinten vereinigen sich die Wülste mit einander und umschließen nun ein enges Rohr, während der untere rinnenförmige Theil allmählich verschwindet. Um das sich weiter fortsetzende Schlundrohr tritt zuerst dorsal, dann im ganzen Umkreise ein starker Ringmuskel auf, der von den ausführenden Enden der Schlunddrüsenzellen durchsetzt wird. Die Speicheldrüsen, wie ich diejenigen Elemente nenne, die mit eigenen Ausführungsgängen versehen sind, sind sehr stark entwickelt, in mehrere ansehnliche Lappen getheilt, deren ausführende Rohre sich vereinigen und an der bezeichneten Stelle ausmünden. Die Drüsenzellen sind von ähnlicher Art wie die Schlunddrüsen, doch merklich größer, etwas stärker von Karmin gefärbt, ihre in der Nähe des basalen Endes gelegenen Kerne rundlich, etwas größer als die der Schlunddrüsen; die Zellen liegen dicht an einander und ihre Masse wird durch bindegewebige Hüllen in Lappen getheilt (Fig. 74). Die Ausführungsgänge, die in der Nähe der Peripherie der Drüsenmasse verlaufen, sind von einem Epithel bekleidet, das im größeren Theile des Umkreises niedrig ist; nach innen hin, d. h. da wo es die Enden der Drüsenzellen aufnimmt, ist es dagegen hoch und bildet hier einen vorspringenden Wulst, der den Innenraum des Ganges einengt (Fig. 76). In diesen Wülsten liegen in großer Zahl solche rundliche Zellen mit kleinen Kernen, wie ich sie schon erwähnt habe, die übrigens auch im Epithel des Schlundes selbst nicht fehlen. Die Ausführungsgänge sind von einer ziemlich starken Ringmuskulatur umgeben.

Unter diesen Speicheldrüsen liegt zunächst noch eine bedeutende Menge von Schlunddrüsen, die aber allmählich dürftiger werden und ganz schwinden. Es tritt dann eine Radula auf, die aus einer einzigen Längsreihe von Platten besteht. Ihr Vorderende liegt in einem ventralen Blindsack (Fig. 74), dessen Wände von einer ziemlich kräftigen Cuticula bekleidet sind und der in die Ringmuskulatur des Schlundes eingeschlossen ist. Hinter diesem vorderen Blindsack ist dann der Ringmuskel durchbrochen und von der Radula ziehen zwei Muskelbänder schräg hinab zu zwei ziemlich großen Knorpelstücken (Fig. 77). Endlich ist das Hinterende der Radula mit der Radulascheide wieder in die ventrale Schlundwand eingesenkt. Entsprechend der Schmalheit der Radula wird sie von einem nicht breiten Vorsprunge der ventralen Schlundwand getragen, der unmittelbar unter dem Epithel keine Knorpelzellen, sondern nur Muskelfasern enthält. Wie erwähnt inseriren die beiden Muskeln, die von der Radula ausgehen und diese jedenfalls hauptsächlich bewegen, an zwei Knorpeln; diese bestehen größtentheils aus recht großen Zellen, deren Inhalt ziemlich stark rothgefärbt, etwas körnig ist und einen ovalen Kern enthält. Von diesen Knorpeln zu unterscheiden sind kleinere Zellen von knorpeliger Art, die zwischen den Ringmuskelfasern hinter dem vorderen Blindsack und namentlich in der Umgebung der Radulascheide ziemlich häufig sind (Fig. 77), sie sind meist in der Richtung der Muskelfasern etwas gestreckt, ihr Inhalt ist durchsichtig und enthält je einen rundlichen Kern.

Die Form der Radulaplatten ist aus den Schnitten, welche die Radulascheide getroffen haben, zu erkennen; jede Platte ist vorn in der Mitte rundlich und an den Seiten etwas zugespitzt, nach hinten verschmälert sie sich und läuft in zwei ziemlich lange und scharfe Spitzen aus, die sich über die nächstfolgende Platte legen (Fig. 78).

Das unter der Radula gelegene Epithel ist wenig von dem Schlundepithel neben der Radula verschieden, an den Ansätzen der Muskeln von faserigem Aussehn, mit ovalen bis spindeligen Kernen. Es wird zunächst von einer rothgefärbten Basalmembran bedeckt, die ohne scharfe Grenze in die gelbglänzende Substanz der Platten übergeht. Das Epithel am Ende der Scheide, das die Radula erzeugt, ist dagegen bedeutend höher, etwas körnig, rothgefärbt, mit basalen, runden, ziemlich kleinen und klaren Kernen.

Der die Radula enthaltende Theil des Schlundes ist merklich erweitert, dahinter verengt er sich sehr stark durch Kontraktion der hier recht kräftigen Ringmuskulatur, so dass die Falten der Schlundwand fast den ganzen Innenraum ausfüllen. Zwischen den Ringfasern ist eine große Anzahl von kleinen Knorpelzellen vorhanden, die jedenfalls den Muskeln zum Ansatz dienen, welche den hintersten Theil des Vorderdarmes begleiten.

Indem die Ringmuskulatur sehr viel schwächer wird, erweitert sich der Schlund in seitlicher Richtung und es treten wieder Schlunddrüsen in seiner Umgebung auf, wie in seinem vorderen Theile. Die Speicheldrüsen verschwinden endlich, so dass das Ende des Schlundes nur von den subepithelialen Schlunddrüsen umgeben wird. Dieser plattgedrückte Endtheil enthält ziemlich kräftige Muskelbündel, die zuerst nach hinten, dann nach der Seite ziehen und, indem sie sich zu mehreren starken Zügen verbinden, sich nach den Seiten zur Leibeswand begeben und sich an dieser befestigen (Fig. 80). Hier sei auch bemerkt, dass über den Seitensträngen mehrere sehr starke Muskelbündel entspringen (Fig. 74 *m*), die sich an der Umhüllung der

Speicheldrüsenmasse anheften und diese tragen. Vor seinem Hinterende verjüngt sich der Schlund etwas und mündet durch eine dorsalwärts in den Mitteldarm gewendete Papille, die eine enge Durchbohrung hat, aus.

Der Mitteldarm läuft nach vorn in einen sehr großen dorsalen Blindsack aus; dieser beginnt über dem oberen Schlundganglion als ein zunächst rundlicher Schlauch, der sich allmählich seitlich verbreitert und in der Region der Speicheldrüsen ziemlich zusammengedrückt wird (Fig. 74); hinter diesen vergrößert sich sein Lumen stark und bildet die dorsale Hälfte des Verdauungstractus (Fig. 80), bis schließlich der Vorderdarm mit seinen Drüsen aufhört. Der Mitteldarm ist ein sehr weiter Sack, ohne merkliche Einschnürungen. Er wird im größten Theile seines Umfanges von einem hohen, drüsigen Epithel bekleidet, dessen Zellen basale Kerne besitzen, während das Protoplasma zahlreiche, bald größere, bald kleinere Tröpfchen enthält, die bei der angewendeten Doppelfärbung theils roth, theils intensiv blau gefärbt sind, die letztere Färbung zeigen, wie es scheint, meist die kleinsten. Außerdem enthalten die Zellen bedeutend größere Tropfen von gelber Farbe, die wieder aus zahlreichen kleinen Tröpfchen zusammengesetzt sind (Fig. 83). Die gerundeten Enden der Zellen werden mit ihren Sekreten abgestoßen und sind im Hohlraum des Darmes in Menge vorhanden. Nur in der dorsalen Mittellinie unter dem Rückengefäß verläuft ein Band eines jedenfalls wimpernden, niedrigen Epithels (Fig. 81 und 88), in dem drüsige Elemente fehlen. Daneben kann sich das Drüsenepithel zu zwei Wülsten erheben (Fig. 81), doch sind diese nicht von vorn bis hinten vorhanden. Auch sonst zeigt dieses drüsige Epithel stellenweise verschiedene Höhe, jedenfalls keine beständige Erscheinung.

Das Epithel des Mitteldarmes ruht auf einer homogenen Lamelle mit flachen Kernen, der sich wahrscheinlich einzelne Ringfasern anlegen. Von derselben ziehen zahlreiche Fasern zur Leibeswand, einzeln oder in kleinen Bündeln. Außer diesen wird der Darm von den ventralen »Septum«muskeln und den transversalen Muskelzügen getragen, welche von den Seiten zur Bauchrinne ziehen.

Nach hinten wird der Darm nach und nach enger und ist von einer stärkeren Muskulatur umgeben, die sich aber nach außen nicht scharf absetzt. Der eigentliche Enddarm enthält nur Wimperepithel, das einige kleine Fältchen bildet. Schließlich wendet er sich ein wenig ventralwärts und läuft in die Kloake aus (Fig. 89—92).

Die Kloake ist ein verhältnismäßig sehr kleiner Sack, der von der kleinen Öffnung (Fig. 90) an nach hinten gerichtet ist und der bei meinem Exemplar von mehreren unregelmäßigen Wülsten eingeengt ist (Fig. 91—94). Das Epithel ist ziemlich niedrig, bewimpert mit ovalen Kernen und es scheint eine Anzahl von Sinneszellen mit schmalen Kernen zu enthalten (Fig. 84).

Recht eigenartig ist die Beschaffenheit des Herzens und die Lage des Perikards; dieses liegt nämlich im äußersten Hinterende des Thieres, zum Theil hinter der Kloake und wird rings von Bluträumen umgeben. Das Herz ist deutlich asymmetrisch, der Vorhof ventral vom Ventrikel gelegen (Fig. 94); eine Klappe kann ich nicht erkennen. Aus den Lakunen unter dem Herzbeutel tritt das Blut zum Vorhof, der fast eben so muskulös ist wie die Kammer; aus dieser wird es in einen zuerst ziemlich großen und unregelmäßig geformten Raum ergossen, der weiterhin zwischen den Keimdrüsen regelmäßigere Form erhält. Dieser dorsale Längssinus ist überall sehr deutlich erkennbar; er reicht bis ans Vorderende des Thieres und endet schließlich mit einem Blindsack, der eben so wie der größte Theil des Gefäßes prall von Blutkörperchen erfüllt ist (Fig. 82). Die Hauptöffnung desselben liegt etwas vor dem oberen Schlundganglion, unmittelbar vor dem Ende des dorsalen Blinddarmes; so wird auch hier hauptsächlich diesem Ganglion die Versorgung mit Blut durch das Dorsalgefäß gewährt. Durch kleinere ventrale Öffnungen hängt dieses mit dem Darmsinus zusammen.

Das Vorderende des Rückengefäßes liegt in einem sehr lakunenreichen Bindegewebe (Fig. 82), das von einigen Muskelbündeln mit gerunzelten Hüllen durchzogen wird. Schon in der Umgebung des Vorderdarmes wird dieses Gewebe spärlicher und die Bluträume fließen zu einem weiten Darmsinus zusammen, der zwischen Darm- und Leibeswand gelegen und nur dorsal zwischen den Fasern, die sich über dem Rückengefäß und den Keimdrüsen befinden, unregelmäßigeres Aussehen erhält, während er zwischen Darm und Dorsalgefäß nur stellenweise deutliche Zwischenräume zeigt, besonders an den Öffnungen des letzteren. Von einem Ventralsinus kann man hier gar nicht sprechen, weil der Raum unter dem »Septum« jeder Abgrenzung ententbehrt (Fig. 81).

Hinten neben dem Enddarm wird der große Hohlraum wieder durch unregelmäßige Muskelzüge mehr zertheilt und schließlich läuft er in die Lakunen der Umgebung des Herzbeutels aus (Fig. 89—94).

Kiemen fehlen der Art ganz, und überhaupt erscheint mir kein Theil derselben geeignet, respiratorischen Zwecken zu dienen, die Cirren und Falten der Mundhöhle sind eben so wenig wie die Bauchfalte mit Bluträumen versehen; ob dem Mitteldarm eine respiratorische Bedeutung zukommen könnte, kann ich nicht entscheiden, jedenfalls ist bei ihm das Blut durch die schwächste Scheidewand vom Wasser getrennt.

In den Bluträumen liegen in großer Menge durchsichtige, rundliche Elemente, deren Protoplasma öfters kleine Körnchen enthält, seltener kleine Leukocyten. Sehr auffällig sind, namentlich im Darmsinus, wo sie meist an den Muskelzügen sitzen, große unregelmäßig geformte Elemente mit rundlichen oder ovalen Kernen, die in ihrem vacuolenreichen Protoplasma verschiedene Sekretkörper enthalten, große, schwach gefärbte und kleine, stark gefärbte Tröpfchen oder Körnchen (Fig. 65). Ich bin der Ansicht, dass diese Elemente hauptsächlich exkretorischen Zwecken dienen und möchte sie daher als Chloragogenzellen bezeichnen. Diese bei dem untersuchten Thiere in sehr großer Menge vorhandenen Zellen dürften auch mit jenem eigenthümlichen Organ zusammenhängen, das ich schon unter dem Namen Präanaldrüse erwähnt habe. Hinter dem Ende der Bauchrinne liegt in der Umgebung der Kloakenöffnung zwischen Hypodermis und Hautmuskelschlauch eine zellige Masse von eigenthümlichem Aussehen (Fig. 89—91). Sie besteht aus verschieden geformten, meist mehr oder weniger langgezogenen Zellen, die von einer körnigen Masse erfüllt sind. Ich habe in Fig. 66 versucht, einen kleinen Theil bei starker Vergrößerung darzustellen. Außerdem sind aber auch die Kloake und die Kloakengänge, sowie der Enddarm von einem faserigen Gewebe umgeben, in welchem in größter Menge zellige Elemente vorhanden sind; wahrscheinlich sind auch diese zur Präanaldrüse gehörig. Es ist mir höchst wahrscheinlich, dass wir es hier mit einem exkretorischen Organ zu thun haben; es mögen die Chloragogenzellen den Hautmuskelschlauch durchwandern und sich unter der Hypodermis anhäufen, um dann an der Kloakenöffnung nach außen befördert zu werden. Dass solche Zellen zwischen den Muskeln lagen, habe ich gesehen, kann aber nicht erkennen, ob ihnen bestimmte Gänge zu Gebote stehen, was aber wohl nicht unwahrscheinlich ist, weil eben nur an dieser Stelle eine so massenhafte Auswanderung stattfindet.

Die Geschlechtsorgane des untersuchten Thieres befinden sich nicht im Zustande der Reife; ihre Morphologie ist äußerst einfach. Die beiden ganz getrennten Keimdrüsen liegen beiderseits vom Dorsalgefäß als ziemlich enge Schläuche, an deren Medianwand eine Anzahl von Eiern in Entwicklung begriffen ist, die meist birn- oder keulenförmig sind. Das zwischen ihnen befindliche Epithel zieht sich auch über die Eier hinweg und bildet dünne, zellige Follikel, in denen man die platten Kerne ziemlich leicht erkennen kann. Die Eier haben große Kerne mit einem oder zwei rundlichen, ziemlich großen Nucleoli (Fig. 85).

Hauptsächlich an der Ventralwand waren im mittleren Theile männliche Keimstoffe in der Entwicklung begriffen, deren chromatische

Theile zwischen Kugel- und Stäbchenform verschiedene Übergänge zeigten, die meist wurstförmig gekrümmt waren.

Das übrige sterile Epithel enthielt wenige Zellen mit körnigem Inhalt (Fig. 86) von drüsenähnlichem Aussehen.

Während die Schläuche im größten Theil ihrer Länge durch den Mitteldarm zusammengedrückt und von etwa dreieckigem Querschnitt sind, werden sie hinten, da sich der Darm verengt, immer höher und schmaler und das Epithel wird unfruchtbar. Sodann verengen sich die Gänge und führen in das schräg gelegene und asymmetrische Perikard, das, wie schon mitgetheilt wurde, ganz im Hinterende des Thieres, über und zum Theil hinter der Kloake gelegen ist. Aus dem Herzbeutel entspringen die Kloakengänge in den unteren Kanten mit einem engen Anfangstheil (Fig. 89—94). Auch sie sind asymmetrisch; der rechte ist zuerst seitlich, dann nach vorn gerichtet, wobei er sich erweitert, alsdann wendet er sich etwas dorsal und weiter nach vorn. Endlich biegt er sich nach unten und der Mitte um und verbindet sich mit dem der anderen Seite, der ähnlich geformt, aber im Ganzen weiter vorn gelegen ist. Der mediane Endtheil ist ventral gerichtet und öffnet sich in den äußersten und vordersten Theil der Kloake, oder besser gesagt überhaupt nicht in diese, sondern vor deren Mündung (Fig. 90).

Kein Theil der Kloakengänge ist drüsig, der nach vorn gerichtete Anfangstheil hat stärkere Cilien. Das Epithel im Endtheile ist niedrig, mit runden Kernen; hin und wieder schienen unter diesen noch etwas verschiedene Kerne zu liegen, doch waren solche Bilder nicht recht klar.

Es ist anzunehmen, dass diese geringe Ausbildungsart der Kloakengänge damit zusammenhängt, dass das untersuchte Thier sich nicht in der Geschlechtsreife befunden hat; das werden spätere Funde zu erweisen haben.

Alle accessorischen Organe der Abdominalgegend, wie Penisstacheln, Kopulationsorgan u. dgl. fehlen gänzlich.

Proneomenia vagans Kow. u. Mar.

Obwohl diese Art von Kowalevski und Marion ziemlich eingehend und jedenfalls durchaus kenntlich beschrieben worden ist, ist sie doch von Pruvot (5) mit einer anderen zusammengeworfen, mit der sie zwar ähnliche Form und Größe, auch in ihrer inneren Organisation den einen und den anderen Zug gemeinsam hat, die aber doch unzweifelhaft von ihr verschieden ist. Das hat Simroth (6) schon ganz richtig erkannt und hat Pruvot's Art unter dem Namen pruvoti zum Vertreter einer Gattung Pararrhopalia gemacht, die er zu Pruvot's Gattung Paramenia stellt.

Demnach wird es erwünscht sein, dass die Organisation der ersten Art nochmals untersucht und ihre Hauptzüge hervorgehoben werden.

Das in meinem Besitze befindliche Thier habe ich mit Eosin gefärbt und in frontale Längsschnitte zerlegt[1]; ich konnte die inneren Organe, besonders die Eingeweide nach der von Kastschenko angegebenen Methode rekonstruiren. Die Eosinfärbung gestattet zwar nicht, manche histiologische Feinheiten zu erkennen, trotzdem habe ich einige Thatsachen herausgebracht, die für die vergleichende Anatomie von Bedeutung sind.

Die äußere Cuticula ist ziemlich dick, von zahlreichen, im Verhältnis zur Größe des Thieres kräftigen Kalkstacheln durchsetzt. Diese sind gewöhnlich etwas gebogen, an einem Ende schärfer zugespitzt als am anderen, in der Mitte hohl, doch giebt es auch kleinere Stacheln mit verschwindendem Hohlraum oder ohne solchen (Fig. 96). Die meisten Stacheln liegen paratangential und etwas schräg in der Cuticula und bilden mit der Längsachse des Körpers Winkel von etwas mehr als 45°, seltener sind sie radiär gerichtet und ragen mit der Spitze nach außen; Regel ist eine solche Richtung an der Mundöffnung und der Bauchfurche, wo die Stacheln von geringer Größe sind. Auch im Anfangstheil der Kloake finden sich kleine radiäre Stacheln (Fig. 96 *a*, 104). Neben der Bauchfurche liegen auch längliche, blattförmige Gebilde (Fig. 96 *b*), am Ende zugespitzt.

Hier sei auch einer eigenthümlichen Form von modificirten Stacheln gedacht, die in zwei Bündeln neben dem hintersten Theile der Bauchfurche beginnen und sich weit in die Kloake hineinziehen; es sind kalkige, solide Haken, deren unteres Ende etwas keulenförmig verdickt ist, während das äußere ungefähr in rechtem Winkel zur Seite gebogen ist (Fig. 97).

Über die Hypodermis will ich nur bemerken, dass zwischen den gewöhnlichen schmalen Zellen sich in großer Zahl rundliche, klare Zellen von ziemlich bedeutendem Umfange befinden, deren Kerne basal liegen. Gegen die Cuticula ist die Hypodermis auch hier ganz scharf abgegrenzt. Keulenförmige Fortsätze der letzteren sind nur spärlich entwickelt, ihr unterer, sehr schmaler Theil besteht aus wenigen Zellen, während der äußere Theil sehr stark angeschwollen ist, so dass er gewöhnlich von außen nach innen zusammengedrückte Eiform zeigt. In ihm liegen unten einige Zellkerne, auch enthält er oft Theile eines drüsigen Sekretes, doch ist dieser Raum in meinem Präparat meist hohl, in einigen Fällen nach außen geöffnet. Da die Cuticula einen sehr unregelmäßigen Umriss hat, oft dicht zusammenliegende Vertiefungen, so ist es wahrscheinlich, dass diese aus den Höhlungen von degenerirten Hypodermisfortsätzen entstanden sind.

---

[1] Weil das Thier gekrümmt war, haben die Schnitte zuerst die Mitte der Ventralseite, Vorder- und Hinterende etwas schräg getroffen.

Die Bauchfurche beginnt vorn mit einer Grube, welche durch die verbreiterte Falte in zwei Hälften getheilt wird; das ziemlich hohe Epithel enthält ovale Kerne und trägt kolossale Cilien. Die großen Drüsenzellen liegen um die vorderen Bauchganglien und neben dem Vorderdarm (Fig. 99); ihr Inhalt ist mehr oder weniger gefärbt, feinkörnig, mit rundlichen Kernen.

Neben der ziemlich starken, bewimperten Falte liegen zwei kleinere, welche die Cuticula begrenzen. Hinten vor der Kloake verschwindet die mediane Falte plötzlich und die beiden seitlichen werden stärker; hinter dem Ende der ersteren ist das Epithel im Grunde der Furche cilienlos, von einer dünnen Cuticula bedeckt, die sich auf den beiden Falten bedeutend verstärkt und hier einige blattförmige Spicula trägt. Seitlich von diesen Falten treten jene vorher beschriebenen Haken auf. Die Furche läuft dann in den vorderen Theil der Kloake aus.

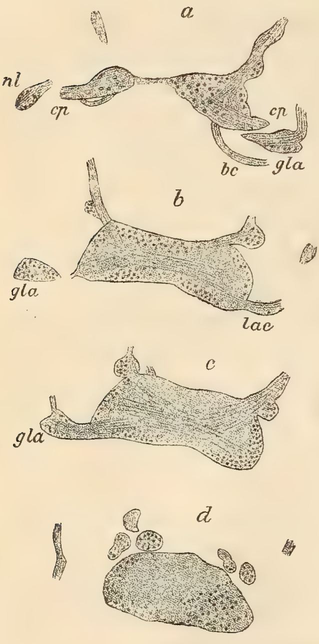


Fig. II.

Der Hautmuskelschlauch ist ungemein schwach, doch sind die vier Faserrichtungen: eine Ring-, zwei Diagonal- und eine Längsfaserschicht zu erkennen. Ventral neben der Bauchfurche schiebt sich zwischen die beiden ersten eine Längsmuskellage ein. Über der Furche liegen nur Ring- und Diagonalfasern. Zwischen den Darmsäcken ziehen Transversalmuskeln hindurch.

Vorn liegt über dem Schlunde ein oberes Schlundganglion, welches durch eine seichte mediane Furche Zweitheilung zeigt. Vorn gehen beiderseits drei Nerven ab, die im Anfange kleine Ganglien bilden und sich zu den gangliösen Zellmassen an der Mundhöhle begeben. Von der Unter- und Hinterseite entspringt das Konnektiv (*cp*, Fig. II) zum vorderen Bauchganglion, darüber das Konnektiv (*lac*) zum vorderen Seitenganglion (*gla*); dieses entsendet einen starken Nerv nach vorn, der, wie es scheint, die vordere Leibeswand innervirt. Von der Hinterseite des oberen Schlundganglions gehen endlich die Konnektive (*bc*) zu den Buccalganglien, die als eiförmige, ziemlich große Knoten neben dem hinteren Theile des Schlundes gelegen sind (Fig. 100) und deren Kommissur wie gewöhnlich hinter der Radulascheide verläuft, dicht vor dem Mitteldarm. Die Bauchstränge beginnen vorn mit einer im Längsschnitt eiförmigen Anschwellung, hinter und neben der vorderen Bauchgrube; in ihrem weiteren Verlaufe sind sie an den Ursprüngen der Kommissuren und Konnektive mehr oder weniger stark verdickt (Fig. III *b*). Die Seitenstränge sind ziemlich stark, hinten ziehen sie an der Innenseite der Anfangstheile der Kloakengänge vorbei und bilden je eine

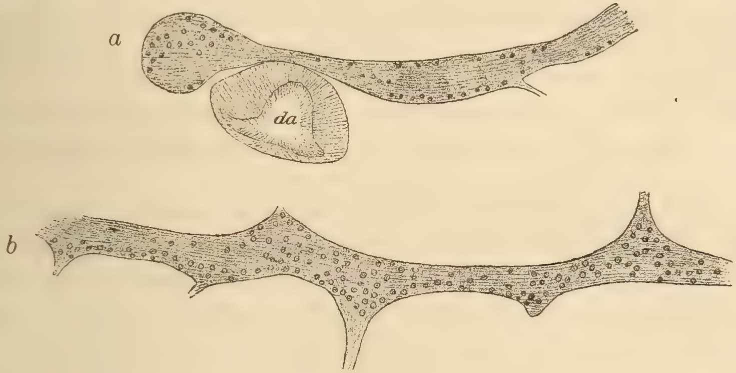


Fig. III *a* und *b*.

deutliche Anschwellung (Fig. III *a*), von der die hinter dem Perikard verlaufende Kommissur zur anderen Seite abgeht und von der nach hinten ein kräftiger ganglióser Nerv geht, der vermuthlich die hinteren Sinnesorgane versorgt. Über deren histiologische Beschaffenheit kann ich nichts angeben, sie sind bei meinem Thier in Dreizahl vorhanden und über ihnen enthält die Cuticula zahlreiche, dicht zusammenliegende Spicula, deren Berührung vermuthlich durch die Sinnesorgane zur Wahrnehmung gelangt.

Der Vorderdarm ist weit und ziemlich kurz (Fig. 95, 99). An der spaltförmigen Mundöffnung ist das Epithel hoch, bewimpert und jedenfalls sensibel, es bildet einen flachen Wulst, der nach oben hin deutlicher wird, dann sondert sich sein hinterer Theil als besondere Falte (= Mundfalte) ab und entfernt sich vom vorderen (= Mundleisten), während dazwischen unbewimperte Cirren auftreten, wie es scheint in drei Querlinien (Fig. 98). Über die histiologischen Verhältnisse derselben erlaubt mir die Beschaffenheit meines Präparates keine näheren Angaben, nur so viel ist klar, dass drüsige Bestandtheile in den Enden der Cirren enthalten sind; unter diesen liegen ansehnliche Ganglien (*g*, Fig. 98). Die hinteren Falten verbinden sich oben mit einander.

Diese Mundhöhle bildet nur einen dorsalen Blindsack am Vorderende des Schlundes, die Nahrungstheile können also in diesen gelangen, ohne durch jene zu passiren. Der in Fig. 99 dargestellte Längsschnitt des Schlundes zeigt, dass dieser sich zu einer umfangreichen Höhlung erweitert, die nach hinten durch eine starke Falte abgegrenzt wird. Das Epithel bildet sonst kleinere Querfältchen, es ist cuticularisirt und von mäßiger Höhe. Die Muskulatur des Schlundes besteht aus Ring- und Längsfasern. Unmittelbar hinter der großen Ringfalte münden die Speicheldrüsen aus, zwei äußerst lange Schläuche (Fig. 95), die unter dem Darmtract gelegen sind. Ihre Wandung besteht aus einem hohen, drüsigen Epithel (Fig. 106), dessen Sekret aus deutlichen, von Eosin stark gefärbten Körnchen besteht. Wahrscheinlich liegen zwischen den Drüsenzellen nichtsecernirende Elemente, die aber in meinem Präparat nicht durchweg zu erkennen sind.

Im hinteren Abschnitt des Schlundes liegt eine gut entwickelte Radula, deren mittlerer Theil in den Schlund emporragt, während das Vorderende in einer Tasche, das hintere in seiner Scheide steckt. Jede Querreihe besteht aus 14 Zähnen, die zwei mittelsten (Fig. 101) sind ziemlich breit, in der Mitte etwas eingeschnürt, die folgenden schmal und sehr spitz, am Ende ein wenig gebogen, sie nehmen nach den Seiten hin an Größe zu; endlich die äußersten sind ziemlich breit, am Ende gabelförmig, zweispitzig.

Eine einheitliche Basalmembran habe ich in keinem Schnitte gesehen und kann bestimmt sagen, dass eine solche nicht vorhanden ist; nach einem Schnitte zu schließen, welcher den obersten Theil der Radula getroffen hat, scheinen zwischen den Zähnen der einzelnen Längsreihen basale Verbindungen zu existiren, aber wahrscheinlich sind es nur die Basaltheile der einzelnen Zähne, die bis zur Berührung einander genähert, vielleicht mit einander verschmolzen sind. Die Zähne sind vom Eosin gefärbt.

Weil in der Scheide doch fortwährend Zähne gebildet werden, so muss, wie mir scheint, nothwendigerweise ein Vorrücken der letzteren stattfinden, und zwar wird dieses wohl zweifellos durch Wachsthumserscheinungen des Epithels bewerkstelligt. Dieses ist von mittlerer Höhe, mit kleinen, rundlichen Kernen; dazwischen sehe ich, besonders im Epithel der Scheide, schmale Zellen mit spindelförmigen Kernen. Dem Fehlen der Basalmembran entspricht der Mangel einer glatten, gleichmäßigen Oberfläche des Epithels. In der Scheide erfüllt dieses auch den Raum zwischen den Zähnen, indem es sich von hinten her zwischen den beiden äußersten Platten einstülpt; hier ist es hoch und enthält größere, rundliche Kerne. Die erste Anlage der Zähne stellen dünne Plättchen von Cuticularsubstanz dar, welche zwischen den Zellen im Ende der Scheide abgeschieden werden und die sich beim Vorrücken allmählich verstärken.

Beiderseits vor der Scheide liegt eine geringe Anzahl großer Knorpelzellen (Fig. 102) mit rundlichen Kernen und deutlichen Nucleoli.

Der weite Mitteldarm hat vorn einen starken Blindsack, sodann ziemlich regelmäßige Ausbuchtungen, die besonders ventral hervortreten; die Scheidewände sind eng, von dorsoventralen Transversalmuskeln durchzogen, während einzelne Muskelfasern von der Wand der Säcke zur Leibeswand ziehen.

Die Epithelzellen sind in den verschiedenen Stadien ihrer Thätigkeit sehr verschieden (Fig. 103), bald klein, bald recht hoch, mit verschiedenen großen und kleinen Sekrettröpfchen; während der basale, kernhaltige Theil erhalten bleibt, wird der distale mit seinem Inhalt abgestoßen. Hinten verschmälert sich der Mitteldarm schnell und geht in den kurzen und weiten Enddarm über, der von einem ziemlich flachen, bewimperten und kaum gefalteten Epithel ausgekleidet wird, das einer schwachen Muskelwand aufsitzt.

Von Interesse sind die Verhältnisse der Kloake. Schon erwähnt habe ich die Hakenbündel, die sich weit in dieselbe hineinziehen; vor ihnen liegen die Enden der beiden Kloakenspicula (Fig. 104). Im hinteren Theile der tiefen, spaltförmigen Grube reicht im Anschluss an die Hakenbündel auch die äußere Cuticula mit kleinen Stacheln in die Kloake hinein. Über dem Ende dieser Cuticula zeigt das Epithel, welches hier wie überhaupt im Grunde der Kloake hoch und stark bewimpert ist, in der äußeren Hälfte zahlreiche kleine, braungrüne Körnchen, welche an diejenigen erinnern, die sich in den Nephridien von Mollusken finden (Fig. 105). Außerdem ist zu berichten, dass neben dem vorderen Theile der Kloake eine große Masse von Chloragogenzellen angehäuft ist, in der wir ein Homologon der Präanaldrüse von Proneomenia neapolitana vor uns haben (Fig. 104 *pnp*).

Die Verhältnisse des Cirkulationssystems dürften ähnlich sein, wie bei anderen Proneomenia-Arten, jedenfalls ist auch hier ein weiter Darmsinus vorhanden. In diesem sind zahlreiche Chloragogenzellen mit großen, rundlichen Kernen und einigen, meist schwach gefärbten Tröpfchen und einzelne, stark von Eosin gefärbte Tröpfchen wahrzunehmen, die häufig durch eine zarte Hülle zu mehreren vereinigt sind.

Die Keimdrüsen enthalten sich entwickelnde Eier und Spermatozoen; in jenen liegt immer je ein Nucleolus, oft enthalten sie nur wenige solcher Dotterkörnchen, von denen andere ganz erfüllt sind, besonders die reifen im Perikardium. Dieses liegt als großer Sack über dem Enddarm und entsendet von zwei hinteren Zipfeln die Kloakengänge, die zuerst nach unten, dann nach vorn gewendet sind; sie biegen alsdann, indem sie sich etwas erweitern, nach unten und der Mitte um und wenden sich nach hinten. Bis dahin waren sie drüsenlos, mit starken Cilien versehen, nun werden sie drüsig und vereinigen sich dann bald zu einem erweiterten, queren Gange, der mit ziemlich enger Öffnung unter dem Enddarm in die Kloake mündet. Das Drüsenepithel ist mäßig hoch, mit ziemlich schwachen Cilien versehen, es besteht aus Stützzellen mit distalen, spindeligen Kernen und Drüsenzellen mit runden, basalen Kernen, deren Sekret ganz ähnlich wie das der Speicheldrüsen aus kleinen, stark gefärbten Tröpfchen besteht.

Wie schon erwähnt wurde, stehen mit der Kloake zwei große Kloakenspicula in Verbindung; dieselben werden von einer Cuticularschicht umgeben, die sich von hinten nach vorn verjüngt. Diese ruht auf einem niedrigen Epithel, das von einer starken Längsmuskulatur umgeben wird. Die Stacheln selbst sind kalkig, vorn abgestutzt (Fig. 107), sie zeigen eine feine und dichte Längsfaserung.

Wie ich schon erwähnt habe, ist Proneomenia vagans von Kowalevski und Marion recht eingehend untersucht und beschrieben worden. In der Hypodermis haben diese Forscher die hyalinen Elemente gesehen und halten sie für muköse Zellen; die jungen Stacheln haben sphärische, stark lichtbrechende Basen, die in der Hypodermis gelegen, aber von den vorher erwähnten runden Elementen verschieden sind. Die Hypodermisfortsätze sind abgebildet; sie werden als drüsig angesehen und mit der Erzeugung der Cuticula in Beziehung gebracht. Das dorsale Sinnesorgan ist in Ein- oder Dreizahl vorhanden; der Fortsatz der Hypodermis wird von der Cuticularschicht eingeschlossen. Vom Hautmuskelschlauch wird nur die Ring- und Längsfaserschicht beschrieben. Von den Radulazähnen ist nur angegeben, dass sie die Form gewisser Haifischzähne haben. Die Buccalganglien haben die genannten Forscher in den Längsschnitten nach ihrer Angabe vermisst, doch glaube ich eins derselben in ihrer Fig. 8 zu erkennen, es ist das als »ganglion viscéral ou latéral antérieur« bezeichnete. Das vordere Seitenganglion liegt doch neben dem oberen Schlundganglion, während das dargestellte mit dem letzteren durch eine längere, längsgerichtete Kommissur in Verbindung steht. Von den Konnektiven zwischen den Bauch- und Seitensträngen wurden Nerven zur Haut verfolgt. Vor dem vereinigten Theile der Kloakengänge und unter dem Darm wird eine drüsige Masse beschrieben, die nach den Fußdrüsen hin durch ein

Band aus Längsfasern abgegrenzt ist und die an die Präanaldrüse von Proneomenia sluiteri erinnere. Die Kloakenspicula sind erkannt, die Hakenbündel nicht, wenigstens nicht in ihrer wahren Bedeutung.

Die Form der Stacheln und der abdominalen Haken, das Vorhandensein von Kloakenstacheln, die Beschaffenheit der Hypodermisfortsätze und der dorsalen Sinnesorgane, des Vorderdarmes und der Radula und namentlich die ungemein langen Speicheldrüsen, deren secernirende Elemente epithelial sind, werden als Hauptmerkmale der Organisation von Proneomenia vagans zu bezeichnen sein.

Rhopalomenia aglaopheniae Kow. u. Mar.

Die von Kowalevski und Marion gegebene Beschreibung ihrer Proneomenia aglaopheniae muss als ziemlich unzureichend bezeichnet werden; es werden die Struktur des Integumentes, die Reduktion der Radula und die Gestaltung der vorderen Ganglien als Hauptmerkmale angegeben. Pruvot hat sodann eine eingehendere Beschreibung einer Art geliefert, die er für identisch mit der von Kowalevski und Marion untersuchten hält. Nach einigem Zweifel glaube ich ihm beistimmen zu müssen, jedenfalls kann aus den Angaben der ersten Beschreiber kein hinreichender Grund gegen eine solche Annahme entnommen werden. Auch die mir vorliegende Art wird mit aglaopheniae identisch sein, trotz geringer Unterschiede von Pruvot's Darstellung. Ich will kurz hervorheben, was mir zum Vergleich mit den anderen Arten bemerkenswerth erscheint.

In der starken Cuticularschicht liegen Spicula von ziemlich verschiedener Form, die größeren sind wenig gebogen, kräftig, sie gehen durch alle möglichen Zwischenformen in kleinere Elemente über, deren Hohlraum stark zurücktreten kann (Fig. 109); oft sind sie am inneren Ende etwas keulenförmig angeschwollen.

Die Hypodermisfortsätze sind schmal, aus wenig zelligen Elementen gebildet, am äußeren Ende nicht sehr verdickt und ohne deutliche Sekretmassen, wie solche bei anderen Arten vorhanden zu sein pflegen. Oft ragen große, ballonförmige Zellen über die Hypodermis empor, die vielleicht zur Bildung der Stacheln in Beziehung stehen (Fig. 110). Die Hypodermis selbst besteht, namentlich in der ventralen Hälfte, aus ziemlich hohen Zellen mit ovalen bis spindeligen Kernen, zwischen denen kleine runde Kerne zerstreut sind. Sehr zahlreich sind bei dem untersuchten Thier in Bildung begriffene Spicula zu beobachten; immer dürfte eine einzige Zelle die Erzeugerin eines Stachels sein (Fig. 111), und zwar scheint es, dass die erwähnten ballonförmigen Zellen diese Aufgabe erfüllen, da die unteren Enden der Stacheln häufig von solchen umgeben sind. Die Kerne liegen unter den Enden der Stacheln. Das hintere Sinnesorgan liegt ganz am Ende, über seine Histiologie kann ich nichts von Bedeutung angeben.

Die Drüsen in der Kopfregion, welche in die vordere Bauchgrube münden, hat Pruvot eingehend beschrieben. Über die Beziehung dieser Grube zur Mundöffnung will ich später berichten; die Bauchrinne enthält eine mittlere, ziemlich stumpfe Falte, während zwei schmale Fältchen die Cuticularschicht abgrenzen. Die Histiologie konnte ich hier gut erkennen; der Innenraum der Mittelfalte, der nach oben durch die Ringmuskulatur begrenzt wird, ist von einem feinfaserigen Gewebe mit einigen Zellen eingenommen; in der Falte, namentlich in deren Kante, befindet sich in jedem Schnitte eine Anzahl schmaler Epithelzellen mit spindeligen, von den übrigen ovalen verschiedenen Kernen und mit nach innen gerichteten Fortsätzen, die mit dem inneren Gewebe zusammenhängen. Es scheint mir zweifellos, dass dieses nervöser Art ist und dass die schmalen Epithelzellen Sinneszellen sind (Fig. 112). Solche finden sich auch in den seitlichen Fältchen.

Der Hautmuskelschlauch besteht aus denselben Faserlagen, die ich bei den Proneomenia-Arten beschrieben habe, Ring-, Diagonal- und Längsfasern; ventral findet sich außerhalb der diagonalen noch eine Längsfaserschicht mit ziemlich dünnen Elementen. Besonderes Interesse bieten die Transversalmuskeln, die zwei verschiedene Richtungen haben (Fig. 118). Die einen inseriren oberhalb der lateralen Nervenstränge, also dorsal und ziehen zwischen den Ausbuchtungen des Mitteldarmes steil herab, um an der Bauchfurche ihr Ende zu finden, die anderen entspringen dagegen von der seitlichen Körperwand unterhalb der Lateralnerven, sie sind daher viel schräger gerichtet und sie kreuzen sich über der Bauchfurche, was die ersteren nicht thun. Wie gewöhnlich findet sich unter dem Darm eine Folge horizontaler Faserzüge, das »Septum«.

Das obere Schlundganglion ist nach meinen Schnitten ähnlich wie bei Proneomenia neapolitana; es ist dorsal in der Mitte etwas eingedrückt, ventral ziemlich stark gewölbt (Fig. 114). An seiner Unterseite liegen die Anschwellungen, mit denen die Nerven zur Mundhöhle wie gewöhnlich beginnen, während von der dorsalen Hälfte vorn die Konnektive zu den starken vorderen Seitenganglien, dahinter die zu den vorderen Bauchganglien entspringen. Die kurzen Konnektive zu den Buccalganglien ziehen nach hinten; diese Knoten sind von ansehnlicher Größe, neben dem Ösophagus gelegen, durch eine unter diesem verlaufende Kommissur mit einander verbunden (Fig. 115). Bauch- und Seitenstränge verhalten sich wie gewöhnlich; die ersteren sind hinten vor dem mittleren Endtheil der Kloakengänge angeschwollen und senden nach oben zu den Lateralsträngen starke Konnektive. Von Kowalevski und Marion sind die accessorischen Ganglien, d. h. die Anschwellungen der Mundnerven, merkwürdigerweise nicht unter, sondern über dem oberen Schlundganglion dargestellt.

Dicht hinter dem Vorderende liegt ventral die Mundhöhle, mit einigen Falten und schwach entwickelten Cirren ausgestattet (Fig. 113). Bemerkenswerth ist nun aber, dass mit dieser Höhle der Verdauungstract in gar keiner Verbindung steht, so dass die Bezeichnung derselben als Mundhöhle im Grunde genommen falsch ist, ich möchte sie nur wegen der zweifellosen Homologie mit der Mundhöhle anderer Arten, wie Proneomenia neapolitana, so nennen[1]. Über dem hinteren Theile dieser Höhle, aber ohne Zusammenhang mit dieser, tritt ein enger dreieckiger Blindsack auf und hinter der Höhle findet sich außen ein von Cuticula und Stacheln ausgekleideter Längsspalt; derselbe verbindet sich dann mit dem Blindsäckchen, das sich nach hinten erweitert. Die Höhlung theilt sich dann in einen oberen Theil, der als Pharynx zu bezeichnen ist, und einen unteren, die vordere Bauchgrube, die nach hinten allmählich in die Bauchrinne ausläuft. Der Pharynx hat eine in dorsoventraler Richtung zusammengedrückte Form; er entsendet dorsal ein engeres Rohr und endet alsdann. Das Schlundrohr ist zunächst in drei über einander liegende Theile gespalten, von denen das unterste bald verschwindet (der in Fig. 115 dargestellte Schnitt hat es noch berührt), das oberste stellt den eigentlichen Ösophagus dar. Von diesem durch die Buccalkommissur getrennt ist das mittelste zunächst einfach, dann empfängt es die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen und in seinem unteren Theile tritt eine andere kurze Röhre auf, die aus ziemlich hohen Zellen um einen sehr engen Kanal herum gebildet wird und hinten blind endet. Morphologisch wird dieses enge Rohr vielleicht als Rest einer Radulascheide zu deuten sein, während das äußere den gemeinsamen Endtheil der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen darstellt; eine physiologische Bedeutung wird man dem blinden Rohre wohl überhaupt kaum beilegen können.

Die Speicheldrüsen sind von Pruvot richtig beschrieben, es sind ihrer zwei Paar vorhanden, die vollständig von einander verschieden sind. Über und neben dem Ösophagus liegen zwei kugelrunde Blasen, deren Epithel aus Stützzellen mit ziemlich kleinen, ovalen, in der äußeren Hälfte gelegenen Kernen und Drüsenzellen mit sehr großen, basalen Kernen besteht. An ihrer Ventralseite gehen sie in die engen, von niedrigem Epithel bekleideten Ausführungsgänge über, die einander entgegengerichtet sind (Fig. 116). Die anderen Drüsen bestehen ähnlich wie die von Proneomenia neapolitana aus zwei langen, wenig verzweigten Ausführungsgängen, zwischen deren niedrigen Epithelzellen die Enden langer, körniger Drüsenzellen hindurchtreten; diese, welche demnach als subepithelial anzusehen sind, haben in ihren angeschwollenen Basen je einen rundlichen Kern von mittlerer Größe. Ähnliche Zellen liegen auch um den vorderen Theil des Ösophagus herum, in der Nähe der Buccalganglien, sie entsprechen den Schlunddrüsen von Proneomenia neapolitana (Fig. 117).

---

[1] Das Verhalten der Mundhöhle hat Pruvot in Fig. 38 richtig, wenn auch nicht sehr klar, angedeutet, seine Fig. 12 stellt es dagegen ganz falsch dar.

Unter den runden Speicheldrüsen wird der Ösophagus ganz undeutlich, indem sein Lumen schwindet, es ist daher schwer, ihn weiter zu verfolgen. Wahrscheinlich wird aber Pruvot's Angabe richtig sein, dass er noch weit nach hinten zieht, da zwischen den hinteren Enden der beiden langen Speicheldrüsen eine ziemlich große, unregelmäßig durch Faltungen getheilte Höhle unter dem Darm sichtbar ist, die schließlich dicht hinter dem Ende der Speicheldrüsen verschwindet; die beiden in Fig. 118 dargestellten Räume entsprechen dem hintersten Ende des Ösophagus.

Im Mitteldarm werden durch regelmäßige Falten, die von den vorher beschriebenen Transversalmuskeln durchzogen werden, zahlreiche seitliche Ausbuchtungen gebildet. Das drüsige Epithel ist stellenweise von sehr bedeutender Höhe, die basalen Kerne sind oval, der Zellinhalt von zahlreichen, meist ziemlich kleinen und nur theilweise dunkel gefärbten Sekretkörnchen durchsetzt. Unter den Keimdrüsen ist das Epithel niedrig, nicht drüsig, wahrscheinlich bewimpert. Der Mitteldarm geht wie gewöhnlich allmählich in den Enddarm über, der sich am Ende sehr verengt, er ist von niedrigem Wimperepithel bekleidet.

Die Keimdrüsen enthalten zahlreiche, sich entwickelnde weibliche und männliche Keimstoffe, wodurch sie sehr umfangreich geworden sind. Sie sind durch eine dünne Wand von einander geschieden. Die Perikardialgänge sind sehr kurz und weit, nur durch das Fehlen des Keimepithels erkennbar und wie die Keimdrüsen durch eine schwache Lamelle getrennt.

Das Perikard liegt über dem Enddarm und der Kloake, von Eiern und dorsal in der Umgebung des Herzens von Spermatozoen erfüllt, welche letzteren vermuthlich durch Kopulation aufgenommen sind. Die Kloakengänge sind zuerst eng, dann erweitern sie sich etwas, weiter werden sie durch einen Ringmuskel wieder verengt. Dieser nach vorn gerichtete, drüsenlose Theil führt in eine starke Erweiterung mit etwas verdickter, vielleicht drüsiger Wand (die Erhaltung des

Epithels ist etwas mangelhaft); er setzt sich eine Strecke weit in diese hinein fort, die einige Spermatozoen enthält, besonders in ihrem hinteren Theile. Ventral öffnet sie sich in den nach hinten gerichteten, drüsigen Theil der Kloakengänge. Auf einer Seite ist diese Öffnung durch einen Transversalmuskel in zwei Theile getheilt, was aber wohl nur als abnorme Bildung zu betrachten ist. Die drüsigen Theile der Gänge vereinigen sich hinten. Der mediane Theil ist nach vorn vorgewölbt, er mündet in einem starken Vorsprunge der Kloake unter dem Enddarm direkt nach außen. Um die Mündung herum ist das innere Epithel niedrig, nicht drüsig.

In mittelgroßen Eiern enthält der rothgefärbte Kern häufig zwei blaue Körper, einen kleineren und einen größeren, dessen Inhalt aus zahlreichen Körnchen bestehen kann (Fig. 121 *a*); später scheint die Hülle zu schwinden und die Körnchen werden frei.

Die Kloakengänge sind bewimpert, die Zellen des nicht drüsigen Theiles von mäßiger Höhe mit ovalen Kernen; im drüsigen Theil sind die distalen, spindelförmigen Kerne der Stützzellen von den basalen, rundlichen der Drüsenzellen deutlich verschieden (Fig. 121).

Der Vorhof des Herzens ist ein seitlich zusammengedrückter, dünnwandiger Sack, die Kammer durchweg mit der dorsalen Perikardialwand verbunden, nur ziemlich schwach ausgebildet (Fig. 122).

Rhopalomenia Eisigi n. sp.

Obwohl mit der vorigen Art sehr nahe verwandt, unterscheidet sich die mir vorliegende, der ich den angegebenen Namen beigelegt habe, doch in unzweideutiger Weise von derselben. Ich kann mich darauf beschränken, die Hauptmerkmale hervorzuheben.

Die Größe des Thieres ist etwa dieselbe wie die von Rhopalomenia aglaopheniae, 25 mm Länge und ein Durchmesser von etwas mehr als 1 mm. Mein Exemplar hat vorn über dem eigentlichen, etwas verdünnten Vorderende einen starken Wulst (Fig. 123).

Die Spicula sind ähnlich wie bei der vorigen Art, doch scheinen die größten stärker gekrümmt zu sein, die kleinsten haben keinen Hohlraum (Fig. 124). Die Hypodermisfortsätze sind in der Regel dünn, doch finden sich auch hin und wieder solche mit stärkerer und zellenreicherer Endanschwellung. Die Bauchfalte ist ziemlich scharf, Sinneszellen sind in ihrer unteren Hälfte deutlich wahrzunehmen. Die in die Bauchgrube mündenden Drüsen (Fig. 125—128 *gma*) sind sehr stark entwickelt und sie erfüllen wie gewöhnlich die Räume zwischen den Organen des Vorderendes.

Der Hautmuskelschlauch und die Transversalmuskeln verhalten sich nicht wesentlich verschieden. Das obere Schlundganglion ist vorn und unten rundlich, oben und hinten mit einer seichten Mittelfurche versehen. Unmittelbar neben seinem vorderen Theile liegt jederseits eine deutliche Anschwellung des Seitenstranges, die einen starken, ventral gerichteten Nerv abgiebt, während der Seitenstrang selbst einen nach oben konkaven Bogen beschreibt, während er sich zur seitlichen Körperwand begiebt. Die Pedalkonnektive gehen wie gewöhnlich hinter denen zu den vorderen Seitenganglien von der dorsalen Hälfte des oberen Schlundganglions ab, und die zu den Buccalganglien entspringen vom hintersten Theile des letzteren, um zuerst dorsal, dann nach hinten zu ziehen. Die starken Nerven zur Mundhöhle haben an ihrem Beginn unterhalb des oberen Schlundganglions und auch gegen ihr Ende gangliöse Anschwellungen. Die mäßig großen Buccalganglien liegen neben dem Schlunde (Fig. 127), die vorderen Bauchganglien über der vorderen Bauchgrube (Fig. 128); von den letzteren gehen die Bauchstränge dorsal ab und bilden einen rechtwinkeligen Knick, indem sie nach der Mitte umbiegen, um dann nach hinten zu ziehen.

Die Verhältnisse der Kopfregion habe ich durch die Fig. 125—128 darzustellen versucht; die Schnitte sind etwas schräg ausgefallen, so dass in jedem die dorsalen Theile weiter hinten liegen als die ventralen. Zum Theil erklärt sich hierdurch die verschiedene Lage der Organe in den Schnitten, mit denen von Proneomenia aglaopheniae verglichen, doch scheint es mir sicher, dass die Lage auch thatsächlich verschieden ist. Die Mundhöhle ist mit wimpernden Falten und einer Anzahl von Cirren versehen; von der eigentlichen Mundöffnung ist sie durch eine von Cuticula und Stacheln bekleidete Strecke getrennt.

Der Schlund, der von dem Vorderende der Bauchgrube ausgeht, ist seitlich komprimirt (Fig. 126), dann theilt er sich in zwei Röhren, den eigentlichen Ösophagus und einen ventralen Blindsack, der die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen aufnimmt und mit dem ein anderes Blindsäckchen, die rudimentäre Radulascheide, zusammenhängt. Die Speicheldrüsen sind von ähnlicher Beschaffenheit wie bei der vorigen Art: zwei Ampullen mit epithelialen Drüsenzellen (Fig. 126 *gsa*) und zwei verzweigte Gänge, umgeben von subepithelialen Drüsenzellen (Fig. 126 und 127 *gs*); außerdem um den Pharynx herum Schlunddrüsenzellen (*gsi*, Fig. 126).

Die Lage, namentlich der gelappten Drüsen, ist eigenthümlich, da sie sich weit nach vorn hinziehen und zum Theil über den Ampullen liegen (Fig. 126); die Ausführungsgänge der letzteren gehen vom hinteren und mittleren Theile ab; die Drüsenzellen enthalten, wie Pruvot für Rhopalomenia aglaopheniae angiebt, manchmal mehrere Kerne.

Der Ösophagus verhält sich wahrscheinlich ganz ähnlich wie bei der vorher beschriebenen Art, er ist zuerst ganz undeutlich, während weiter hinten deutliche Hohlräume unter dem Darm sichtbar werden. Der vordere Blinddarm erstreckt sich in den Kopfwulst hinein; in ihm wie im Mitteldarm überhaupt ist das drüsige Epithel so gewaltig entwickelt, dass es den größten Theil des Lumens erfüllt (Fig. 129). Der Enddarm ist gegen den Mitteldarm kaum abgegrenzt, hinten über dem vereinigten Theile der Kloakengänge sehr eng.

Auch die Genitalorgane sind ganz ähnlich wie bei Rhopalomenia aglaopheniae, die Perikardialgänge enger und durch einen deutlichen Blutraum von einander getrennt, die Kloakengänge mit einer kleinen Erweiterung und einer vorderen Blase, welche Spermatozoen enthält und vorn mit einer ziemlich kleinen, ventralen Öffnung sich in den drüsigen Theil öffnet. Dieser enthält um die äußere Mündung herum einen ziemlich breiten, drüsenlosen Rand; die Mündung befindet sich in einem im Querschnitt dreieckigen Vorsprunge der Kloake, der nicht bis zur Kloakenöffnung reicht.

Das Herz ist etwas stärker entwickelt als bei der vorigen Art.

Im Ganzen ist zu sagen, dass der Kopfwulst und die durch ihn bedingte Verschiebung der Organe im vorderen Körpertheil das hauptsächlichste Unterscheidungsmerkmal der Art darstellen, auch finde ich die Bauchfalte schärfer, das Mitteldarmepithel stärker entwickelt als bei Rhopalomenia aglaopheniae.

Rhopalomenia sp.

Unter meinem Material befindet sich noch eine kleine Rhopalomenia von 7 mm Länge und 0,6 mm Durchmesser; ich habe sie in eine Längsschnittserie zerlegt, doch ist mir aus deren Studium nicht die Gewissheit geworden, ob das Thier einer eigenen Art angehört oder eine junge Rhop. aglaopheniae ist. Die Organe sind jedenfalls ganz so angeordnet wie bei dieser Art. Die Keimdrüsen sind, wie es ja auch sonst von jugendlichen Thieren beobachtet ist, rein männlich. Die Hypodermisfortsätze sehen zwar anders aus, als bei Rh. aglaopheniae (Fig. 131), auch die Stacheln haben etwas verschiedene Form, doch wage ich nicht, darauf hin das Thier zum Vertreter einer neuen Art zu machen; da die Cuticularschicht nicht die Dicke besitzt wie bei den großen Thieren, so mag damit die verschiedene Form der Stacheln und Fortsätze zusammenhängen.

Die Kloakengänge sind in ihrem rückwärts gerichteten Theile erweitert und drüsig, sie münden unter dem Darme nach hinten in die Kloake aus.

Über die Untergattungen von Proneomenia.

Simroth hat zuerst den Versuch gemacht, die Gattung Proneomenia — in dem bis dahin gebräuchlichen weiten Sinne — weiter einzutheilen, indem er einige Formen abtrennte und sie in neue Gattungen brachte. In wie weit die Gattung Solenopus von Werth ist, kann ich nach den spärlichen Mittheilungen, die wir über die hierher gerechneten Arten haben, nicht genügend erkennen. Die Gattung Rhopalomenia, von der ich mehrere Arten untersucht und vorstehend beschrieben habe, möchte ich nur in eingeschränktem Sinne annehmen. Simroth stellt dahin: gorgonophila, vagans, desiderata, acuminata, neapolitana(?) mit Radula, aglaopheniae und sopita ohne solche.

Die mir vorliegenden Arten kann man in drei Gruppen bringen:

1) vagans mit mehrreihiger Radula, zwei schlauchförmigen, langen Speicheldrüsen, abdominalen Haken,

2) neapolitana mit einreihiger Radula, Schlunddrüsen und gelappten Speicheldrüsen, zwei verschiedenen Stachelformen, einfacher Kloake,

3) aglaopheniae und Eisigi ohne Radula, mit Schlunddrüsen, ampullenförmigen und gelappten Speicheldrüsen, einfacher Kloake.

Was nun die Unterbringung dieser Gruppen anlangt, so scheint es mir, dass die erste, zu welcher desiderata ohne Zweifel, gorgonophila höchstwahrscheinlich hinzuzurechnen sind, von der typischen Proneomenia Sluiteri nicht so sehr verschieden ist, dass ihre generische Abtrennung unbedingt erforderlich wäre; die Hauptunterschiede sind außer der Größe und geographischen Verbreitung das Vorhandensein großer »Receptacula seminis« und von spiculatragenden Hypodermisfortsätzen bei den nordischen Formen; dass diese Merkmale es rechtfertigen würden, die drei Mittelmeerformen in einer Untergattung zusammenzufassen, wäre nicht unmöglich. Die Beschaffenheit der Hypodermisfortsätze in dieser Gruppe wird wohl nur zur Artunterscheidung verwendet werden dürfen.

Die dritte Gruppe wird man, da Simroth sie ja auch zu Rhopalomenia stellt, zum Vertreter dieser Gattung s. s. machen dürfen. Was ich mit der zweiten Gruppe machen sollte, war mir lange zweifelhaft; es scheint mir am vortheilhaftesten, sie zu einer Untergattung von Proneomenia, etwa unter dem Namen Amphimenia, zu machen.

Von den oben genannten Arten sind dann noch sopita und acuminata unterzubringen; die erstere ohne Andeutung von Radula und Speicheldrüsen, mit sehr starker »Präanaldrüse«, wird am besten zum Vertreter einer besonderen Gattung: Pruvotia zu machen und vorläufig in die Nähe von Rhopalomenia, die letztere mit schlauchförmigen Speicheldrüsen, einer Radula von wahrscheinlich eigenartiger Beschaffenheit, rückwärts gerichteten Receptacula seminis, ohne Kloakenspicula wohl in eine Untergattung von Proneomenia zu bringen sein. Es scheint mir auch am besten, Solenopus gleichfalls als Untergattung zu Proneomenia zu stellen und nur die am meisten differenten Gruppen Rhopalomenia und Pruvotia als eigene Gattungen gelten zu lassen.

Wir würden demnach folgende Anordnung erhalten:

1) Gattung Proneomenia: Sluiteri Hubr., Langi Simr. (= Sluiteri var.?); vagans Kow. u. Mar., desiderata Kow. u. Mar., gorgonophila Kow. u. Mar.; acuminata Wirén;

a. Untergattung Solenopus: margaritaceus Kor. u. Dan., Sarsi Kor. u. Dan.;

b. Untergattung Amphimenia: neapolitana Thiele.

2) Gattung Rhopalomenia: aglaopheniae Kow. u. Mar., Eisigi n. sp.

3) Gattung Pruvotia: sopita Pruvot.

Myzomenia banyulensis Pruvot.

Diese Art ist von Pruvot recht gut beschrieben worden. Von ihm zu Hubrecht's Gattung Dondersia gestellt, wurde sie von Simroth zum Typus einer neuen Gattung Myzomenia gemacht. Auch ich hätte sie nicht zu Dondersia gerechnet, weil der Typus dieser Gattung, Dond. festiva Hubr., eine sehr verschiedene Organisation besitzt.

Myzomenia banyulensis kommt auch bei Neapel vor. Ein in meinem Besitze befindliches Exemplar zeigt die von Pruvot angegebenen Charaktere, von einem anderen, das zu derselben Art gehören dürfte, war die vordere Hälfte verloren gegangen; von diesem habe ich in Fig. 132 die Spicula dargestellt. Einige Punkte, die für die vergleichende Anatomie von Interesse sind, können der ersten Beschreibung hinzugefügt oder berichtigt werden.

Der Querschnitt des Thieres ist oval oder schwach birnförmig, weil die ventrale Hälfte sich ein wenig verschmälert, unten etwas verflacht, dorsal undeutlich gekielt, hauptsächlich in Folge der Anordnung der breit schuppenförmigen Kalkstacheln. Die Körperbedeckung bildet eine viel schwächere Cuticularschicht, als bei den bisher beschriebenen Formen, keulenförmige Hypodermisfortsätze fehlen daher. Die Hypodermis bildet eine mäßig starke, einfache Zellschicht, deren Zellen zumeist mittelgroße, ovale Kerne enthalten; zwischen diesen habe ich vereinzelt größere rundliche Kerne in etwas hervorragenden Zellen, häufiger rundliche, klare Zellen mit kleinem, stark gefärbten Kern gesehen (Fig. 133 *a*). Außerdem finden sich ziemlich zahlreich im Epithel gelegene, wahrscheinlich muköse Drüsenzellen, deren Zellleib ein grobes Maschenwerk und einen basalen, dunkeln Kern enthält (Fig. 133 *gm*).

Über die Entstehung der Kalkstacheln, die immer solid sind, hat Pruvot die Angabe gemacht (p. 734), dass sie in den jüngsten Stadien kleine Lamellen bilden, deren Basis von vier bis fünf Zellen umgeben ist; die Kerne sind abgeplattet und dem Stachel angeschmiegt. Obwohl ich nicht bestimmt behaupten kann, dass diese Beobachtung unrichtig ist, möchte ich doch auf meine Fig. 134 hinweisen, in der ich eine breit ausgezogene, mit ziemlich großem, länglichen Kern versehene Zelle dargestellt habe, die einem noch unter der Cuticularschicht gelegenen Spiculum eng angeschmiegt war und die man mit einiger Wahrscheinlichkeit als dessen Mutterzelle ansehen könnte.

Die Bauchrinne beginnt dicht hinter der Mundhöhle mit einer mäßig großen, ungetheilten Grube, die fast ganz von den ungemein starken Cilien der Epithelzellen erfüllt wird (Pruvot's Fig. 21). Zwischen diesen befinden sich die Enden großer Drüsenzellen, die wie gewöhnlich in der Umgebung des oberen Schlundganglions liegen (Fig. 136); dieselben sind hier stark von Methylenblau gefärbt und deutlich feingekörnt. Die Bauchrinne ist gleichfalls ungetheilt, ziemlich flach und läuft hinten aus, ohne die Kloake zu erreichen.

Recht interessant scheint mir die Thatsache, dass die Zellen in dieser Rinne von einer deutlichen Cuticularschicht, die nur durch geringere Stärke von der übrigen verschieden und eine kontinuirliche Fortsetzung derselben ist, bekleidet werden; auf dieser Cuticula stehen die Cilien (Fig. 138). Zwischen den Epithelzellen münden lange, körnige Drüsenzellen, die wie gewöhnlich beiderseits vom Ventralsinus liegen. Deutliche Sinneszellen habe ich nicht beobachtet.

Über das hintere Sinnesorgan kann ich nicht viel mittheilen, weil das Epithel von den Schnitten quer getroffen ist; dieses ist nämlich mit seiner Oberfläche nach hinten gewendet. Ich habe in Fig. 135 einen Schnitt dargestellt, welcher die äußeren Enden der Epithelzellen (*ep*) getroffen hat. Darunter sieht man zahlreiche runde Kerne, die vermuthlich zu Ganglienzellen gehören, und Theile von Schleimdrüsenzellen (*gm*). Das Organ liegt über der Kloake und ragt über seine Umgebung etwas hervor.

Der Hautmuskelschlauch ist dorsal schwach, nach der Bauchseite hin verstärkt, er besteht aus einer deutlichen Ringfaserlage, der sich eine sehr schwache Diagonalmuskulatur anschließt, und einer Längsmuskulatur, die seitlich von den ventralen Nervenstämmen recht kräftig ist, ventral aber sehr schwach wird und über der Bauchfurche verschwindet. Zwischen dieser und den Nerven verlaufen zwei isolirte

Längsmuskelzüge (Fig. 138 *lmi*), die wohl sicher von der übrigen Muskulatur abgetrennte Bündel sind. Äußere Längsmuskeln, wie ich sie bei Proneomenia- und Rhopalomenia-Arten beschrieben habe, fehlen. Die Transversalmuskulatur ist schwach ausgebildet; außer einzelnen Fasern, die zur Aufhängung der inneren Organe dienen, finden sich regelmäßige, aber wenig kräftige Züge, die von den Seiten zur Bauchfurche ziehen und sich über dieser kreuzen. Außerdem ist ein ventrales »Septum« vorhanden (Fig. 138 *s*).

Das obere Schlundganglion ist rundlich, oben flacher und in der Mitte kaum eingedrückt. Ihm schließen sich ansehnliche Knoten an, die unter seinem Vordertheil gelegen sind und die Nerven zu den Ganglienmassen um die Mundhöhle entsenden. Neben dem vorderen Ende des oberen Schlundganglions liegen die recht bedeutenden vorderen Seitenganglien, die je zwei starke, ventral gerichtete Nerven abgeben, welche ich seitlich von der Mundhöhle in die Leibeswand treten sah. Die Pedalkonnektive gehen von den Seiten des oberen Schlundganglions ab, um zu den starken vorderen Bauchganglien steil herabzuziehen, die von denselben Querschnitten getroffen sind, welche durch den Hintertheil des oberen Schlundganglions gehen; sie sind durch zwei Kommissuren mit einander verbunden. Von den Bauchsträngen sei erwähnt, dass ich von ihnen in die anliegende Muskulatur gerichtete, ventrale Nerven gesehen habe (Fig. 138 *n*). Die Lateralstränge sind hinten wie gewöhnlich durch eine zwischen Darm und Perikard gelegene Kommissur verbunden, setzen sich aber noch weiter fort, indem sie an den Seiten der Schalendrüse herabziehen. Mit dem hintersten Theile, den ich unmittelbar hinter und neben dieser Drüse gesehen habe, scheinen die Bauchstränge, die schon vorher als gangliöse Gebilde aufgehört haben, durch ein paar Konnektive zusammenzuhängen. Die Buccalganglien sind ziemlich klein, vor den Speicheldrüsen gelegen; mehrere Nerven scheinen die Muskeln des Schlundes zu versorgen.

Die Mundöffnung liegt ventral, dicht hinter dem Vorderende als ein Längsspalt. Sie führt in eine Mundhöhle, die in ähnlicher Weise wie bei Proneomenia beschaffen ist: nach außen und innen durch wimpernde Wülste begrenzt und dazwischen mit einer Anzahl von Cirren ausgestattet (Fig. 136). Nach hinten geht diese Höhle in den ziemlich weiten Schlund über, der von niedrigem, mit einer Cuticula versehenen Epithel ausgekleidet und durch mehrere Transversalmuskeln aufgehängt ist. In sein hinteres Ende ragt ein starker, zapfenförmiger Vorsprung hinein, der in seiner Mitte den sehr engen Ösophagus, darunter den gleichfalls sehr engen, medianen Endtheil der

Ausführungsgänge der Speicheldrüsen enthält. Dieser Gang gabelt sich hinten, die Äste erweitern sich stark, sind aber sehr kurz; die Drüsenzellen, welche diesen zunächst liegen, haben deutlich faserige Enden, die hinteren sind ähnlich beschaffen wie in den gelappten Drüsen von Rhopalomenia, sie bilden eine einheitliche Masse unter dem Darm.

Der Ösophagus bildet am Ende des zapfenförmigen Vorsprungs einen Knick, zieht dann nach oben und vorn und tritt in das Vorderende des Mitteldarmes; er ist von niedrigem Epithel bekleidet, kaum muskulös. Die Muskeln des zapfenförmigen Vorsprungs bestehen aus Längsfasern, die unmittelbar unter dem Epithel des Ösophagus verlaufen; nach außen von ihnen liegen zahlreiche, rundliche Kerne, die vermuthlich zu sehr kleinen Schlunddrüsenzellen gehören; das ist in meinen Schnitten nicht deutlich zu erkennen, weil diese etwas zu dick ausgefallen sind. Starke, bandförmige Muskelfasern, von gerunzelten Hüllen umgeben, gehen von dem Zapfen schräg nach vorn und hinten zur Leibeswand.

Im Mitteldarm geht von der Einmündung des Ösophagus eine tiefe, wimpernde Furche aus, die in der dorsalen Mittellinie nach hinten verläuft; im hinteren Körperende verschwindet die Rinne und das Wimperepithel nimmt die ganze Dorsalwand ein. Das Epithel an den Seiten des Darmes ist von mäßiger Höhe; es enthält ziemlich große, runde Kerne mit deutlichen Nucleoli und verschiedene Sekretstoffe, größere, manchmal grün gefärbte und kleine, stark gefärbte Tröpfchen. Das ventrale Epithel ist verschieden, es enthält zwar ähnliche Sekrete, die Kerne aber sind klein, dunkel gefärbt (Fig. 139). Dieses Epithel ist sehr hoch und umschließt zahlreiche, unregelmäßige Aussackungen des Darmlumens (Fig. 137). Seitliche Ausbuchtungen sind nicht vorhanhanden. Der Enddarm ist von niedrigem Wimperepithel bekleidet; er ist zuerst seitlich, dann auch von unten her zusammengedrückt, so dass sein Ende sich sehr verjüngt. Er mündet in den dorsalen Theil der Kloake aus.

Die Keimdrüsen sind vorn, wo sie noch keine Keimstoffe enthalten, durch einen Zwischenraum getrennt, im größten Theil ihrer Länge aber nur durch eine schwache Wand geschieden. Sie enthalten in Entwicklung begriffene Samenmassen, deren Elemente von kugeliger zu Stäbchenform verschiedene Übergänge zeigen. Die Eier sind zum Theil so groß, dass eins im Querschnitt das Lumen einer Drüse fast ganz ausfüllt; sie sind von einer zelligen Hülle umgeben. In das Perikard werden die Keimstoffe durch einen einzigen, medianen Kanal geleitet, der sich nach hinten verengt. Der Herzbeutel ist von mäßiger Weite; an dem Herzen und in zwei kleinen vorderen Aussackungen des Perikards liegen zahlreiche reife Spermatozoen, mit den Schwänzen in den Hohlraum gerichtet. Dass diese hier erst gebildet werden, wie Pruvot annahm, halte ich für sehr unwahrscheinlich; sind sie doch vom Keimepithel durch den ziemlich langen, unfruchtbaren Perikardialgang getrennt.

Die Kloakengänge ziehen vom hinteren Theile des Perikards schräg nach den Seiten herab, dann sich etwas erweiternd nach vorn. Schon ehe sie in die ventrale Schalendrüse münden, wird das zuerst kubische, stark bewimperte Epithel höher und drüsig, und von diesen Mündungen nach vorn setzen sich zwei starke Blindsäcke fort, die auch von solchem Drüsenepithel bekleidet sind. Dieses ist meist hoch, mit großen, ovalen Kernen, die je einen deutlichen Nucleolus enthalten; im Protoplasma finden sich Vacuolen, die rundliche Sekrettröpfchen enthalten, und zahlreiche, kleine, stark gefärbte Körnchen (Fig. 141). Über den Zellen sind gewöhnlich abgeschnürte Theile gelegen, die in den Hohlraum befördert werden; sie sind mehr homogen als das Protoplasma der Zellen. Stützzellen sind nicht vorhanden.

Die Schalendrüse ist ein durchaus einheitliches Gebilde, das von der Mündung der nicht drüsigen Gänge an sich nach hinten erstreckt; das Organ erreicht einen bedeutenden Umfang. Sein Epithel besteht wie gewöhnlich aus Stützzellen und Drüsenzellen (Fig. 142); die spindelförmigen Kerne der ersteren liegen distal, während in den letzteren große, rundliche Kerne mehr basal gelegen sind. Der Zellinhalt ist im unteren Theile grobnetzförmig, bläulich gefärbt, im oberen Theile wird er röthlich, dabei ist das Sekret stellenweise bald ziemlich homogen, bald aus zahlreichen Tröpfchen zusammengesetzt, die feine, stark lichtbrechende Körnchen enthalten und sich in einem Maschenwerk des äußeren Theiles der Zellen entwickeln. Pruvot hat die Stützzellen übersehen, dagegen die basalen Enden der Drüsenzellen für eingeschobene Mucusdrüsenzellen erklärt.

Durch eine kurze und enge Öffnung mündet die Drüse in einen unter ihr gelegenen und nach vorn gerichteten Blindsack der Kloake, kurz vor dessen Ende aus (Fig. 140). Pruvot beschreibt ein hohes Epithel, das sich in der Kloake von der Öffnung nach vorn erstreckt; dieses bildet die Ventralwand des beschriebenen Blindsackes. Darin sollen sich Exkretstoffe finden, welche von Phagocyten übernommen sind, so dass hier ein Homologon der Präanaldrüse anderer Arten vorläge. Meine Schnitte zeigen diese Verhältnisse nicht klar, doch scheint mir nichts gegen Pruvot's Angaben zu sprechen, wenn auch nach meinem Präparat die Präanaldrüse nur schwach ausgebildet sein kann.

Hinter dem Perikard liegt ein ziemlich umfangreicher Blutraum

(Fig. 140), der sich dann über dem Perikard hinaufzieht. In dieses ragen zwei nach vorn sich mehr verstärkende und dann mit einander verschmelzende Muskelwülste hinein (vgl. Pruvot, Fig. 26, 27), welche das Herz darstellen und das Blut nach vorn in den über dem Perikardialgang gelegenen Längssinus treiben. Im Darmsinus sieht man die rundlichen, etwas körnigen Blutzellen (Fig. 143) und große Chloragogenzellen, die häufig von starken Vacuolen erfüllt sind.

Bemerkung über die Systematik der Solenogastres.

Man hat die Solenogastres eingetheilt in die zwei Familien der Neomeniidae und Chaetodermatidae; es scheint mir zweifellos, dass eine solche Eintheilung nach unseren jetzigen Kenntnissen gerechtfertigt ist. Eine andere Frage aber ist, ob alle Gattungen, die man der ersten Familie zugerechnet hat, zu Neomenia mehr Beziehungen zeigen als zu Chaetoderma. Da möchte ich hervorheben, dass alle folgenden Gattungen — nach Simroth's Anordnung —: Macellomenia, Dondersia, Myzomenia, Nematomenia, Ismenia, Lepidomenia und Echinomenia durch die Beschaffenheit ihrer Körperbedeckung mehr Ähnlichkeit mit Chaetoderma haben, als mit den Gattungen Proneomenia, Rhopalomenia, Pruvotia, Neomenia und Paramenia.

Wirén hat von Chaetoderma am meisten Beziehungen zu Lepidomenia zu finden geglaubt, mir scheint auch in der Organisation von Myzomenia mancher Zug, der auf Chaetoderma hinweist, vorhanden zu sein. Zunächst, wie schon erwähnt, die äußere Körperbedeckung: die ziemlich dünne Cuticula mit ähnlich geformten Kalkstacheln und das Fehlen keulenförmiger Hypodermisfortsätze. Eine ventrale Flimmerrinne ist zwar bei Myzomenia vorhanden, doch ist durch das Fehlen einer Falte und die starke Cuticula schon ein Schritt zur Rückbildung gethan. Während der Vorderdarm in beiden Gattungen eigenartige Beschaffenheit zeigt, ist der Mitteldarm von Myzomenia so gebaut, dass man in ihm eine Übergangsform zu dem von Chaetoderma sehen kann, der sich bekanntlich durch eine lange, schlauchförmige Drüse auszeichnet, die unter ihm gelegen ist und die nach Wirén zwei verschiedene Arten von Drüsenzellen enthält. Dadurch, dass sich die dorsale Flimmerrinne von Myzomenia ganz gegen den drüsigen Theil abschlösse, würde man zu einem ähnlichen Verhalten gelangen wie bei Chaetoderma; Keulenzellen sind zwar bei Myzomenia nicht vorhanden, doch ist, wie ich beschrieben habe, das ventrale Epithel anders beschaffen als das seitliche. Danach wäre die Drüse von Chaetoderma nicht als Anhangsdrüse durch Ausstülpung entstanden, sondern vielmehr durch Abschnürung des drüsigen Theiles vom nichtdrüsigen.

Die Genitaldrüsen zeigen in beiden Gattungen Neigung zur Verschmelzung, was sich allerdings nicht in denselben Theilen ausdrückt; auf die Kloakengänge von Chaetoderma werde ich später noch zurückkommen.

Wie mir scheint, wird man gut thun, die Differenz zwischen den zwei genannten Gruppen der Neomeniidae auch in deren Anordnung hervorzuheben; vielleicht wird das am besten dadurch geschehen, dass man die mit schwacher Cuticularschicht versehenen Gattungen in einer eigenen Familie, etwa Myzomeniidae, zusammenfasst, welche zwischen die Neomeniidae s. s. und die Chaetodermatidae zu stellen ist.

Vergleichende Betrachtungen.

Für Chaetoderma hat Wirén nachgewiesen, dass die Kalkstacheln von je einer Basalzelle gebildet und getragen werden, für andere Formen ist von Kowalevski und Marion, Pruvot und mir dargethan, dass je eine Zelle einen Stachel erzeugt. Pruvot hat für andere Gattungen allerdings die Angabe gemacht, dass mehrere Zellen ein Spiculum erzeugen, und auch Wirén bildet Stacheln von Neomenia Dalyelli ab, die von je zwei Zellen getragen werden. Nach meinen Beobachtungen kann ich nicht umhin, diese letzteren Angaben mit einigem Misstrauen aufzunehmen. Es muss berücksichtigt werden, dass oft genug Stacheln oder Bruchtheile von solchen durch das Schneiden aus ihrer Lage verschoben sind, wodurch man leicht getäuscht werden kann; von den zwei Kernen bei Neomenia mag nur der eine zur Mutterzelle des Stachels gehören. Jedenfalls scheint mir viel dafür zu sprechen, dass bei allen Solenogastres die Stacheln in derselben Weise gebildet werden, und zwar von je einer Hypodermiszelle.

Recht merkwürdig ist, dass Wirén von diesen Basalzellen annimmt (10, p. 31 ff.), sie wären ins Epithel vorgerückte Wanderzellen; dabei sind jüngere Stacheln ganz von Epithelzellen umgeben, erst später sollen die Wanderzellen auf der Bildfläche erscheinen, um die Stacheln weiter zu bilden. Auch ist eigenthümlich, dass diese Zellen nach Vollendung des Stachelbaues ihre Aufgabe noch nicht erfüllt haben sollen, sondern dass sie sich dann mit exkretorischen Stoffen beladen, die der Körper ihnen zuführt und die schließlich durch Platzen nach außen entleert werden. Sollte Wirén nicht andere Elemente, wahrscheinlich Hautdrüsenzellen — wie die bei Myzomenia Fig. 133 von mir abgebildete — mit den Basalzellen zusammengeworfen haben?!

Meiner Ansicht nach spricht gar nichts dagegen, dass sowohl die Basalzellen, wie die Drüsenzellen, welche bei Neomenia grandis und Amphimenia neapolitana subepithelial gelagert sind, der Hypodermis entstammen. Wirén selbst scheint später recht unsicher in seiner Auffassung geworden zu sein, die man gut thun wird, künftig als unbewiesene und unwahrscheinliche Hypothese anzusehen.

Zwischen den gewöhnlichen Hypodermiszellen, welche der Erzeugung der Cuticularschicht dienen, habe ich regelmäßig klare, rundliche Zellen mit kleinen dunkel gefärbten Kernen gesehen. Welche Bedeutung diese Elemente haben, ist mir nicht ganz klar geworden; die Vermuthung möchte ich aber doch aussprechen, dass sie vielleicht nervöser Art sind, indem sie die fehlenden Pinselzellen ersetzen würden, welche durch die starke Cuticula funktionslos werden mussten. Dass nervöse Elemente der Hypodermis nicht fehlen, ist doch wahrscheinlich; so mögen diese runden Zellen, meist durch Vermittelung hervorragender Stacheln äußere Berührungen zur Wahrnehmung bringen.

Die kleinen dunkeln Kerne dieser Zellen sind ventral und besonders in der Umgebung der Mundhöhle und Bauchfurche zahlreicher als dorsal, und da die Ventralseite am meisten Berührungen ausgesetzt ist, so scheint mir auch darin ein Grund für meine Annahme zu liegen.

Die eigenthümlichen Hypodermisfortsätze der Neomeniidae sind zuerst von Hansen (2), bald darauf von mir (ohne Kenntnis der Angabe Hansen's [8, p. 392]) und von Pruvot als sensibel angesehen worden. Auch jetzt ist mir kein zwingender Grund gegen diese Annahme bekannt. Dass die rundlichen Zellen meist von drüsenartiger Beschaffenheit sind, scheint mir noch kein Grund gegen ihre Empfindlichkeit für Druck; wenn dieselben schließlich an die Oberfläche gelangen und platzen, so kann das sehr wohl als Degeneration angesehen werden. Vielleicht sind diese Zellen aus den klaren runden Zellen der Hypodermis hervorgegangen, denen ich ja ebenfalls Empfindlichkeit zuschreibe. Hypothetisch bleibt natürlich eine solche Anschauung so lange, bis es gelungen sein wird, die Enden der Nervenfasern mit Bestimmtheit zu erkennen, was bisher weder mir noch einem Anderen gelungen ist. Jedenfalls ist eine Beziehung der Fortsätze zur Erzeugung von Stacheln — außer bei Proneomenia Sluiteri und Langi — und der Cuticula ausgeschlossen, und dass sie nur sekretorischen oder exkretorischen Zwecken dienen, nicht wahrscheinlich. Ich bin daher der Ansicht, dass diese keulenförmigen Hypodermisfortätze hauptsächlich eine allgemeine Empfindlichkeit der Oberfläche gegen Druckverhältnisse und Bewegungen des Wassers ermöglichen.

Über ihre Morphologie ist nur zu bemerken, dass sie bei Proneomenia und Rhopalomenia rein epitheliale Bildungen sind, aus sehr langgestreckten und daher faserigen Hypodermiszellen zusammengesetzt, während bei Neomenia ein Zapfen des unterliegenden Gewebes ihre Grundlage bildet, der seitlich von niedrigen Hypodermiszellen bekleidet ist und an der Spitze die großen, drüsenähnlichen Zellen von indifferenten Zellen gestützt, trägt. Aus diesem Bau erklärt es sich ohne Weiteres, dass der untere Stiel nicht ausgeprägt faserig ist, wie bei Proneomenia; warum das ein Grund gegen die nervöse Natur der Kolben sein soll, sehe ich nicht ein.

Als eigentliche Sinnesorgane kann man ansehen: die Leisten und Cirren der Mundhöhle, die hintere dorsale Grube und bei Proneomenia-Arten (oder um mich noch vorsichtiger auszudrücken: bei Amphimenia und Rhopalomenia) die Bauchfalte.

Die Mundleisten und die Bauchfalte enthalten zwischen den bewimperten Epithelzellen zahlreiche Pinselzellen von der Art, wie sie bei Mollusken bekannt sind; beiden Organen wird eine Empfindlichkeit gegen Berührung fester Körper zukommen, auch die Kiemenblättchen von Neomenia und Chaetoderma dürften für solche Reize zugängig sein. In der Umgebung der Mundöffnung, der Bauchrinne und eben so des dorsalen Sinnesorgans werden durch hervorragende Stacheln gleichfalls Berührungen wahrgenommen.

Die Mundcirren und die hintere Sinnesgrube sind von einem ganz verschiedenen Epithel bekleidet; dieses besteht aus einer Zellart ohne äußere Fortsätze. Dazwischen können aber Drüsenzellen ausmünden. Ich halte diese beiden Organe für chemisch reizbar, vielleicht sind die Mundcirren mehr dem Geschmack, die hintere Grube mehr einer Geruchsempfindung zugängig.

Die hinteren Sinnesorgane von Proneomenia vagans scheinen mit den Gruben anderer Formen nichts zu thun zu haben, sondern vielmehr umgewandelte Hypodermisfortsätze darzustellen — übrigens auch ein Grund für die sensible Natur der letzteren.

So ist den Solenogastres immerhin eine ziemliche Mannigfaltigkeit des sensiblen Apparates eigenthümlich.

Die zerstreuten Hautdrüsenzellen, die auch unter der starken Cuticula der Neomeniidae nicht fehlen, sind im Bereiche der Bauchrinne sehr stark entwickelt und zum Theil ungemein verlängert, besonders die vordersten, welche in die Bauchgrube münden. Sie werden von Methylenblau stark gefärbt, meist deutlich feinkörnig. Verschieden ist, so viel ich erkennen kann, nur die vordere Drüse von Neomenia, deren Zellen einen mehr klaren und homogenen Inhalt zeigen. Diese sind jedenfalls, wie auch Wirén annimmt, muköser Art, bei der hinteren spricht die Methylenblaufärbung für eine ähnliche Beschaffenheit des

Sekretes, während dessen körniges Aussehen auf eine gewisse Beziehung zu den Kleb- und Byssusdrüsen der Mollusken hinweist.

Die Bauchfurche ist häufig durch eine mediane Falte, die sich vorn in der Grube verstärkt, zweitheilig; eigenthümlich ist der zungenförmige Fortsatz von Nenomenia grandis, der vielleicht dem Mittelwulste in der Grube von Proneomenia entspricht. Die Längsfalten in diesem Fortsatze und in der Rinne dienen vermuthlich einer Vergrößerung der Oberfläche, wodurch eine stärkere Erzeugung von Schleim ermöglicht wird. Ob dieser noch anderen Zwecken dient, als zur Lokomotion, kann ich ohne Beobachtung lebender Thiere nicht angeben.

Wirén meint (11, p. 6), dass meine früher (9, p. 510) geäußerte Ansicht, die Bauchfalte von Proneomenia wäre ein sensibles Organ, unwahrscheinlich sei, denn es hätte noch Niemand in dieser Falte Sinneszellen gesehen; ob solche bei seiner Proneomenia acuminata wirklich fehlen, hat er nicht mitgetheilt. Es scheint mir sicher, dass man viele Punkte bei der Durchsicht der Schnitte nur dann wahrnimmt, wenn man aus irgend einem Grunde darauf achtet; so ist es auch kaum erstaunlich, dass ich die Sinneszellen gerade bei der schon zweimal beschriebenen Rhopalomenia aglaopheniae am deutlichsten wahrgenommen habe. Jedenfalls muss ich meine Ansicht, dass die Bauchfalte — wenigstens bei den von mir daraufhin untersuchten Arten — ein zum Tasten sehr wohl geeignetes Organ ist, durchaus aufrecht erhalten. Muskeln fehlen in ihr ganz, daher kann sie nur passiv vorgestreckt werden.

Bemerkenswerth scheint mir die Thatsache zu sein, dass, wie erwähnt, bei Myzomenia die Cilien der Bauchrinne auf einer ziemlich starken Cuticularschicht sitzen, die sich in die übrige Cuticula fortsetzt und durchaus von derselben Art ist wie diese. Daraus kann man entnehmen, dass die Cuticula der Solenogastres nichts Anderes ist, als eine ungemein starke Verdickung jenes Saumes oder Häutchens, das auch die Flimmerzellen überzieht. Von einer Erzeugung durch Drüsen kann schon gar nicht die Rede sein, auch Wirén's Angaben schließen ja eine solche aus.

Bei allen untersuchten Thieren habe ich eine deutliche Abgrenzung der Cuticula gegen das Protoplasma der Hypodermiszellen wahrgenommen, während Wirén von einem allmählichen Übergange spricht.

Die Solenogastres haben durchweg einen intakten Hautmuskelschlauch, welcher der Regel nach aus einer äußeren Ringfaserschicht, zwei diagonalen Schichten und einer inneren Längsfaserlage besteht. Die letztere ist wohl immer ventral stärker als dorsal, mehr oder weniger deutlich in Bündel getheilt; zwei solche können ventral sich ganz von der übrigen Fasermasse ablösen und selbständige Muskeln bilden bei Myzomenia, Pruvotia, wahrscheinlich auch bei Neomenia, wo ich neben diesen abgerundeten Muskeln und den ventralen Nerven noch einzelne Fasern beobachtet habe, die wohl noch zu den »mittleren Längsmuskeln« gehören, obgleich sie durch andere Muskelzüge von diesen getrennt sind. Bei Rhopalomenia, Amphimenia und verwandten Formen ist neben der Bauchrinne zwischen Ring- und Diagonalfasern noch eine äußere Längsfaserschicht eingeschoben, und diese breitet sich bei Neomenia weiter aus, ist aber auch hier ventral am stärksten; sie fehlt bei Myzomenia.

Die Fasern sind in eine Zwischensubstanz eingebettet, und diese ist bei Neomenia gewöhnlich sehr massig entwickelt, wodurch jenes eigenthümliche Bild entsteht, das die Leibeswand hier darbietet. Dass der Hautmuskelschlauch »vollständig aufgelöst« ist, wie v. Graff annahm, ist unrichtig, er ist unter dieser Füllmasse ganz wohl entwickelt und entsendet in sie einen großen Theil seiner Fasern.

Recht bemerkenswerth scheint mir die Thatsache, dass die Längsmuskulatur über der Bauchfurche ganz fehlt, in ihrem Bereiche finden sich nur Ring- und Diagonalfasern, sowie die gekreuzten Ausläufer von Transversalmuskeln. Von den letzteren scheinen schräge Züge, die zertheilt unterhalb der Lateralnerven inseriren und sich ventral kreuzen, ganz verbreitet zu sein, andere, die steiler herabziehen, indem sie oberhalb der Seitenstränge von der Leibeswand entspringen und sich unten nicht kreuzen, fehlen manchmal. Diese durchziehen die Räume zwischen den seitlichen Darmsäcken, daher wird ihr Vorkommen wohl an die Einbuchtungen des Mitteldarmes gebunden sein. Bei Neomenia heften sich ähnliche Muskeln ventral nicht an der Bauchfurche an, sondern umgeben den Darm, doch ist es mir wahrscheinlich, dass diese den an der Bauchfurche inserirenden Zügen von Rhopalomenia überhaupt nicht homolog sind, welche vielmehr in den weiter seitlich gelegenen Zügen bei Neomenia ihr Äquivalent finden dürften.

Das Nervensystem besteht hauptsächlich aus folgenden Theilen:

1) einem oberen Schlundganglion, das mehr oder weniger deutliche Spuren einer Zusammensetzung aus zwei Hälften zeigt;

2) zwei seitlichen Stämmen, die vorn und hinten angeschwollen sind; ihre hintere Vereinigung liegt über dem Enddarm, hinter oder unter dem Perikard;

3) zwei Bauchsträngen, die vorn, seltener auch hinten verdickt sind, und die mit dem oberen Schlundganglion und den Seitensträngen durch zahlreiche Konnektive zusammenhängen;

4) einen kleinen Schlundring, der meist — vielleicht immer — ein paar kleine Buccalganglien enthält.

Vom oberen Schlundganglion gehen immer mehrere Nerven zur Mundhöhle, gewöhnlich werden es jederseits drei sein. Diese sind gangliös, indessen bald sind die Zellen so vertheilt, dass keine Knoten gebildet werden (Neomenia), bald sind an den Ursprüngen der Nerven deutliche Anschwellungen vorhanden.

Der letztere Fall ist der gewöhnliche, bei Chaetoderma, wie es scheint, am meisten ausgeprägt; Wirén bezeichnet diese Knoten als Gehirnlappen. Um die Sinnesorgane der Mundhöhle herum liegen immer unregelmäßige gangliöse Zellmassen[1], die Wirén bei Chaetoderma gleichfalls als Theil des oberen Schlundganglions ansieht, gewöhnlich sind sie aber von diesem deutlich getrennt. Den Namen Buccalganglien, den diese Zellmassen meist erhalten haben, halte ich für durchaus ungeeignet, denn die Mundhöhle ist nichts weniger als eine Buccalmasse, vielmehr stellt die Umgebung der Radula eine solche dar, und daher müssen die fälschlich — fälschlich schon darum, weil sie nicht unter, sondern hinter der Radula liegen — als Sublingualganglien bezeichneten Knoten vielmehr Buccalganglien genannt werden.

Neben dem oberen Schlundganglion liegen die vorderen Anschwellungen der Seitenstränge, bald etwas mehr vorn, bald etwas weiter hinten. Von ihnen waren starke Nerven in die vordere Körperwand zu verfolgen. Es scheint mir wichtig, über die Innervirung des Kopfes Klarheit zu schaffen; leider aber konnte ich die Endigung der zuletzt erwähnten Nerven nicht genau ermitteln, doch scheint mir folgende Annahme viel für sich zu haben. Die Nerven des oberen Schlundganglions innerviren sicher die Cirren der Mundhöhle, ob sie auch an die Mundleisten Zweige abgeben, konnte ich zwar nicht beobachten, doch möchte ich annehmen, dass diese eben so wie die Umgebung des Mundes vielmehr von den vorderen Seitenganglien versorgt werden. Hoffentlich wird sorgfältiges Studium günstig konservirter Thiere diese wichtige Frage bald entscheiden.

Die Seitenstränge scheinen überhaupt die Innervirung der Haut an den Seiten des Körpers bis zum Rücken hinauf zu besorgen; interessant ist auch meine Beobachtung, dass sie bei Neomenia sogar ventrale Nerven abgeben, über deren Endigung ich aber leider nichts angeben kann. Wo ein hinteres Sinnesorgan vorkommt, dürfte es von den Hinterenden der Seitenstränge innervirt werden; bei Proneomenia vagans ist hinter der Kommissur ein Paar starker, gangliöser Nerven vorhanden, die vermuthlich zu den Sinnesorganen gehen. Die hintere Anschwellung der Seitenstränge ist nur ausnahmsweise von bedeutendem Umfange, wie bei Chaetoderma, wo sie auch einen Ring um den Enddarm entsendet, der sonst nirgends vorkommen dürfte.

---

[1] Mit Unrecht zweifelt Simroth an deren nervöser Natur.

Die vorderen Anschwellungen der Bauchstränge sind jedenfalls durch Koncentration der Nervenzellen über der vorderen Bauchgrube entstanden, und zwar hauptsächlich dadurch, dass die ursprünglich neben dem Schlunde gelegenen Zellen nach hinten rückten, wodurch die zellarmen Konnektive zu dem oberen Schlundganglion entstanden. Dem entsprechend sind die vorderen Bauchganglien häufig durch mehrere Kommissuren mit einander und durch mehrere Konnektive mit den Seitensträngen verbunden.

Die ersten Konnektive entspringen nur selten von den vorderen Seitenganglien (Neomenia), in der Regel treten sie dicht hinter denen zu den vorderen Seitenganglien vom oberen Schlundganglion ab. Die Frage, welcher von beiden Fällen als der ursprünglichere anzusehen ist, wird jedenfalls so zu beantworten sein, dass die Bauchstränge ursprünglich vom oberen Schlundganglion abgingen, und dass bei Neomenia beide Konnektive mit einander vereinigt sind.

Die Nerven der Bauchstränge sind hauptsächlich von zweierlei Art, die einen zur Bauchfalte sind sensibel, die anderen versorgen die ventrale Muskulatur. Die Innervirung der Bauchdrüsen konnte ich nicht genau feststellen, doch mag sie hauptsächlich von den Bauchsträngen aus erfolgen.

Hinten verlaufen die Bauchstränge manchmal allmählich; ob sie sich selbst mit den Seitensträngen vereinigen können, oder ob die letzte Verbindung immer ein Konnektiv ähnlich den vorhergehenden ist, während die Stränge selbst aufhören können, ist wohl noch nicht erwiesen. Für Chaetoderma wird das Erste angenommen, in den übrigen Gattungen dürfte aber das Zweite richtig sein.

Der Schlundring mit den zwei kleinen Buccalganglien, welche durch eine hinter der Radulascheide und unter dem Schlunde verlaufende Kommissur zusammenhängen, ist das Innervirungscentrum der Muskeln und Drüsen des Vorderdarmes, er geht fast immer vom oberen Schlundganglion aus.

Simroth hat (7, p. 169) drei Schemata aufgestellt, »aus deren Modifikation die einzelnen Nervensysteme hervorgegangen« sein könnten, und er meint, dass die Entscheidung für eins derselben »zum mindesten verfrüht sein« würde.

Ich bin entgegengesetzter Ansicht und halte nur ein ähnliches Schema, wie das dritte Simroth's, für annehmbar. Wenn auch das

Hinterende der Solenogastres in mancher Hinsicht, z. B. durch die Sinnesgrube, die der Mundhöhle entspräche, einige Ähnlichkeit mit dem vorderen zeigt, so fehlt doch dort etwas dem Hauptcentrum Entsprechendes ganz, denn die hinteren Seitenganglien kann man nur den vorderen Seitenganglien an die Seite stellen, aber sicher nicht dem oberen Schlundganglion, das »dem vorderen Körperpole von Anfang an das Übergewicht« verleiht. Ich möchte das einzig mögliche Schema, von dem die Nervensysteme der Solenogastres abzuleiten sind, so feststellen:

Von einem oberen Schlundganglion, dem Centrum für die Mundcirren, gehen zwei seitliche Längsstämme nach hinten, wo sie über dem Enddarm verbunden sind; ein paar ventrale Stämme hängen mit den seitlichen und unter einander durch zahlreiche Konnektive zusammen, auch dürfte ursprünglich eine Verbindung mit dem oberen Schlundganglion vorhanden gewesen sein. Von diesem geht ein Schlundring aus mit einem Paar kleiner Buccalganglien, dem Centrum für den Vorderdarm.

Am Anfange des Verdauungskanales befindet sich in der Regel eine mit Sinnesorganen ausgestattete Höhlung, die zwar an den konservirten Thieren hin und wieder so beschaffen ist, dass sie in diesem Zustande von den Nahrungsstoffen passirt werden müsste, die aber in anderen Fällen, namentlich bei Rhopalomenia, vom Vorderdarm getrennt ist. Vermuthlich wird von den lebenden Thieren bei der Nahrungsaufnahme auch sonst oft der Grund der Höhle so weit vorgestülpt, dass die Stoffe direkt in den Schlund gelangen. Sicher ist diese sogenannte Mundhöhle eine ektodermale Einstülpung von durchaus sensibler Natur, welche nicht als Theil des Darmes betrachtet werden darf.

Die in der Mundhöhle gelegenen Organe dürften sich fast immer auf diese drei beziehen lassen: zu äußerst die bewimperten Mundleisten, ein Tastorgan, in der Mitte die cilienlosen Cirren, endlich die Mundfalten, welche die Höhle nach innen, gegen den Schlund abgrenzen. Am stärksten ist die Entwicklung dieser Theile bei Neomenia, doch werden sie auch bei den anderen Solenogastres fast durchgängig leicht erkennbar sein. Nur ausnahmsweise sind die Leisten und Falten von großen Bluträumen eingenommen, so dass sie der Respiration dienen können, so bei den großen Proneomenia-Arten.

Bei Chaetoderma sind die Theile nach Wirén's Darstellung recht abweichend geformt, so dass es nicht sogleich klar erscheint, ob auch hier Homologa der Leisten und Cirren vorliegen. Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass die »ausstülpbare Blase« dem Wulste über der Mundöffnung von Neomenia grandis und dem vordersten Theile der

Mundleisten homolog ist, der z. B. bei Pruvotia sopita deutlich verdickt ist; die Beschaffenheit der Cuticula scheint nach Wirén ähnlich zu sein, wie ich es in der Mundspalte von Amphimenia gesehen habe.

Der »Mundschild« mag entweder den Mundleisten oder dem Theile der Mundhöhle entsprechen, der sonst die Cirren trägt, wahrscheinlich dem ganzen sensibeln Theile der Mundhöhle. Die Cirren fehlen bei Chaetoderma in der Form von Ausstülpungen, aber die Beschaffenheit des Epithels, wie es Wirén vom Mundschilde beschreibt, sowie dessen Innervirung legen die Annahme nahe, dass dieser den Mundleisten nicht allein entspricht.

Dass die Cirren eine andere physiologische Bedeutung haben sollten als eine sensible, halte ich für ganz unwahrscheinlich; die hin und wieder in ihnen vorkommenden Drüsenzellen dienen jedenfalls auch einer solchen Funktion, nicht aber der Ergreifung von Nahrungstheilen, wie Wirén glaubt. Aktiv beweglich werden die einzelnen Cirren kaum sein können.

Der Vorderdarm weist eine auffällige Variabilität auf durch die Beschaffenheit der Drüsen sowohl wie der Radula.

Die Drüsen sind nach vier verschiedenen Typen gebaut. Am einfachsten ist das Verhalten der subepithelialen Zellmassen, welche direkt in den Vorderdarm münden, und welche ich als Schlunddrüsen bezeichnet habe. Solche sind die einzigen Drüsen bei Neomenia grandis, wie es scheint auch bei Chaetoderma — vielleicht fehlen solche auch nicht bei Pruvotia sopita. Neben anderen Speicheldrüsen sind Schlunddrüsen sehr verbreitet, so bei Rhopalomenia, sehr massig bei Amphimenia. Wahrscheinlich gehören hierher auch die dorsalen Drüsen, welche Pruvot bei Nematomenia flavens und Paramenia impexa beschrieben hat, und die »glandes pédonculées«, die nach Kowalevski und Marion bei Proneomenia gorgonophila vorhanden sind.

An diese Schlunddrüsen schließt sich jene Drüsenform, die aus großen, gelappten Massen von Drüsenzellen besteht, welche in zwei, oft verzweigte Ausführungsgänge münden. Solche gelappte Speicheldrüsen fand ich bei Amphimenia, Rhopalomenia und Myzomenia, bei welcher die Ausführungsgänge sehr kurz sind. Nach Pruvot kommen solche Drüsen noch vor bei Nematomenia flavens, Paramenia impexa und sierra, sowie Macellomenia palifera und wahrscheinlich auch bei Ismenia ichthyodes.

An derselben Stelle wie die gelappten Drüsen liegen die schlauchförmigen Drüsen von Proneomenia, häufig von sehr bedeutender Länge; in ihnen sind die drüsigen Elemente zwischen den Epithelzellen gelegen.

In dieser Hinsicht stimmt mit ihnen die letzte Drüsenform überein, die bei Rhopalomenia vorkommt, die ampullenförmigen Speicheldrüsen, welche zugleich mit den gelappten Drüsen in den Schlund münden. Diese Form ist wohl jedenfalls eine specielle Erwerbung, der keine anderen Drüsen homolog sind; von den schlauchförmigen und den gelappten Drüsen erscheint es mir zwar nicht unmöglich, dass die einen aus den anderen hervorgegangen sind, doch ist es eben sowohl möglich, dass sie auf verschiedene Weise entstanden sind.

Den Vorderdarm selbst kann man in zwei Abschnitte theilen, die man vielleicht als Pharynx und Ösophagus bezeichnen darf. Die Grenze bildet gewöhnlich eine starke Falte oder Einschnürung, in welcher die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen zu münden pflegen. Bei den von mir untersuchten Thieren sind diese beiden Abschnitte immer deutlich zu erkennen. Bei Neomenia grandis ist der Pharynx vorstülpbar, eine starke Einschnürung bildet das von Schlunddrüsen umgebene Vorderende des Ösophagus. Von Amphimenia neapolitana habe ich in Fig. 72 einen Querschnitt durch den Übergang vom Pharynx in den Ösophagus dargestellt; bei Proneomenia vagans werden beide Theile durch eine starke Ringfalte (Fig. 99) getrennt. Der Pharynx von Rhopalomenia ist ziemlich kurz und weit (Fig. 115); unter dem Anfangstheil des Ösophagus liegt der mediane und unpaarige Endtheil der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen (vgl. Pruvot's Fig. 41 und 42). Sehr ähnlich ist es bei Myzomenia banyulensis, wo der Zapfen, in welchem der mediane Ausführungsgang der Speicheldrüsen mündet, den Anfangstheil des sehr engen Ösophagus enthält; Pruvot hat diesen Zapfen fälschlich für ein Homologon jenes Blindsäckchens von Rhopalomenia gehalten, das er als Rest einer Radulascheide betrachtete und in welches die Speicheldrüsen münden sollten. Ob auch bei Chaetoderma die beiden Abschnitte zu erkennen sind, ist aus Wirén's Darstellung nicht zu entnehmen, doch scheint die Grenze undeutlich zu sein.

In dem hinteren Theile des Vorderdarmes liegt bei Proneomenia vagans und Amphimenia neapolitana die Radula; bei Neomenia grandis finde ich nicht die geringste Andeutung einer solchen, eben so bei Myzomenia, bei Rhopalomenia kann man das beschriebene Blindsäckchen (Fig. 116 *sr*) für den Rest einer Radulascheide halten, so lange eine andere Deutung nicht gefunden ist. Überhaupt zeigt die Radula der Solenogastres einige Neigung zur Rückbildung, wahrscheinlich in Folge der Lebensweise der Gattungen. Am besten ausgebildet ist sie in der Gattung Proneomenia, ferner kommt sie vor bei Paramenia, Macellomenia und Ismenia, bei Dondersia, Lepidomenia und Echinomenia.

Nach Hubrecht hat die Radula von Proneomenia Sluiteri eine Basalmembran; Heuscher hat ihr Vorhandensein nicht ausdrücklich betont. Bei Proneomenia vagans habe ich, wie oben bemerkt, keine einheitliche Basalmembran gesehen, dagegen hängen die einzelnen Längsreihen, wohl durch Verschmelzung der Zahnbasen, zusammen. Bei Amphimenia ist nur eine Längsreihe vorhanden und ähnlich scheint die Radula von Macellomenia palifera zu sein, nur hat jeder Zahn sieben Spitzen. Jedenfalls sind nach Pruvot auch die beiden Zahnreihen von Paramenia, mit Einschluss von Pararrhopalia Pruvoti, durch keine Basalmembran verbunden.

Das scheint mir eine sehr bemerkenswerthe Thatsache zu sein, dass der Radula der Solenogastres häufig eine Basalmembran fehlt, sobald sie mehr als eine Reihe von Zähnen hat; eine Verbindung der einzelnen Längsreihen findet vielleicht immer statt, um das Vorrücken derselben zu ermöglichen. Dieses geschieht meiner Ansicht nach durch ein Wachsthum des Epithels in der Scheide, so dass nicht bloß die Cuticularmasse, sondern auch die umgebenden Zellen vorgeschoben werden, eine Auffassung, die Wirén mit mir theilt, wenn ich ihn richtig verstehe, und die, wie mir scheint, auch die Erneuerung der Radulazähne ohne Basalmembran verständlich macht.

Dass der Zahn von Chaetoderma eine modificirte Radula darstellt, ist nach Wirén's Darstellung höchst wahrscheinlich, und zwar dürfte er nicht einer einzelnen Platte, sondern einer Reihe von solchen, die zu einem kompakten Körper verschmolzen sind, homolog zu setzen sein.

Simroth hat unterschieden zwischen »Pharynx mit Radula und Speicheldrüsen« und Ösophagus. Dazu ist zu bemerken, dass, wenn die Radula zum Pharynx gezogen werden soll, der ganze Vorderdarm wird als solcher gelten müssen, während in allen Fällen ein gesonderter Ösophagus fehlen würde. Wenn man aber die zwei Theile in der Weise aus einander halten will, wie ich es oben gethan, so muss man die Radula zum Ösophagus rechnen. Als Stomodaeum betrachte ich den ganzen Vorderdarm mit der Radula und den Drüsen, der immer von einem cilienlosen Epithel bekleidet und gegen den Mitteldarm scharf abgesetzt ist.

Recht schwierig scheint mir eine Antwort auf die Frage: welche Ausbildung des Vorderdarmes ist die ursprünglichste? Von einigen Formen kann man zwar mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, dass sie stark modificirt sind, so von Rhopalomenia, Myzomenia, Chaetoderma, aber ob bei Neomenia eine Radula verloren gegangen ist oder nie vorhanden war, scheint mir keineswegs sicher, die Drüsen sind jedenfalls sehr einfach und gerade an dem Theile des Schlundes vorhanden, der sonst die Radula enthält.

Die Ausbildung, welche der Drüsenapparat bei Amphimenia neapolitana zeigt, deutet vielleicht darauf hin, dass ursprünglich der ganze Schlund mit subepithelialen Zellen besetzt war, welche dann durch Ausbildung der Radula zum Theil gezwungen wurden, sich um besondere Ausführungsgänge anzuordnen, die am Vorderende der Radulagegend ausmünden mussten. Die schlauch- und ampullenförmigen Speicheldrüsen mögen dagegen als drüsige Ausstülpungen des Schlundepithels entstanden sein.

Unter den verschiedenen Radulaformen macht die polystiche am meisten den Eindruck der Ursprünglichkeit.

Der Vorderdarm mündet fast immer von unten her in den Mitteldarm, der sich über jenem gewöhnlich weit nach vorn hinzieht, so dass ein dorsaler Blindsack von oft sehr bedeutenden Dimensionen entsteht, der aber im Bau des Epithels sich durchaus nicht vom übrigen Mitteldarm unterscheidet. Ein flimmernder Epithelstreifen ist regelmäßig in der dorsalen Mittellinie vorhanden, manchmal rinnenförmig vertieft; das übrige Epithel ist drüsig, von sehr verschiedener Höhe, bei Rhopalomenia Eisigi erfüllt es den größten Theil des Lumens. Die Sekretkörper scheinen von zweierlei Art zu sein: größere Tröpfchen, die in meinen Präparaten gelb oder grün gefärbt sein können, und kleine Körnchen, die von Farbstoffen stark tingirt werden. Die Zellenden mit den in ihnen enthaltenen Sekreten lösen sich ab und sind häufig in großer Zahl im Darmlumen anzutreffen; Kerne sind in ihnen nicht enthalten. Zwei verschiedene Formen des secernirenden Epithels habe ich nur bei Myzomenia beobachtet.

Bei keinem der untersuchten Thiere war eine Spur von Nahrungsstoffen im Darm vorhanden, so dass ich über deren Beschaffenheit nichts angeben kann.

Die seitlichen Darmtaschen sind bei Neomenia, Proneomenia und Rhopalomenia stark ausgebildet, bei Amphimenia und Myzomenia kaum angedeutet, dagegen hat letztere Gattung im ventralen Epithel unregelmäßige Ausbuchtungen. Die zwischen den Darmtaschen verlaufenden Muskeln könnten bei Neomenia, wo sie ventral den Darm umgeben, möglicherweise zur Abschnürung der einzelnen Theile verwendbar sein, bei den anderen indessen, wo sie sich an die ventrale Leibeswand ansetzen, wird das nicht möglich sein.

Die Verhältnisse des Enddarmes, sein allmählicher Übergang in den Mitteldarm und seine Ausbildung bei Chaetoderma lassen darauf schließen, dass er bis zur Ausmündung in die Kloake entodermalen Ursprungs ist. Diese hingegen ist zweifellos ektodermal und ursprünglich nur eine die Darmmündung enthaltende Höhle — also wohl Proctodaeum —, da manchmal, wie bei Amphimenia neapolitana, die Kloakengänge ganz oder fast unmittelbar nach außen münden oder deren Endtheil, wie bei Neomenia und Paramenia sierra, von der Kiemenhöhle, welche die Darmmündung enthält, durch eine Scheidewand getrennt ist.

Es kommen in der Kloake verschiedene Organe zur Ausbildung, unter denen das wichtigste der Kiemenapparat ist, aus Falten der Kloakenwand entstanden. Wirén meint, dass die Kiemen von Chaetoderma denen von Neomenia nicht homolog seien, indem die letzteren aus Enddarmfalten hervorgegangen sein sollen. Ich kann mich dem nicht anschließen. Bei Neomenia grandis zeigt der Enddarm nicht die geringste Beziehung zu den Kiemenblättchen, vielmehr ist er bis zum Ende von der Kloake abgegrenzt, in welcher die Vorderenden der Kiemen über der hinteren Lateralkommissur und dem Hinterende des Herzbeutels gelegen sind (Fig. 31). Nach Pruvot ist die Sachlage bei Paramenia ganz ähnlich, namentlich seine Fig. 15 zeigt den Enddarm vollkommen gegen die Kiemenhöhle abgegrenzt. Zudem entspringen auch bei Chaetoderma einzelne Kiemenblättchen direkt von der Kloakenwand und endlich enthält das Epithel der Kiemenblätter bei Neomenia Sinneszellen eben so wie bei Chaetoderma. Demnach bin ich der Ansicht, dass die Kiemen von Neomenia und Paramenia zweifellos zur Kloake gehören, und dass sie höchst wahrscheinlich denen von Chaetoderma homolog sind; die Blättchen werden bei dieser Form jedoch von zwei sekundären Lamellen getragen.

Die Kloakenhöhle ist zunächst ganz von Wimperepithel bekleidet. Dadurch, dass weiterhin noch die Umgebung derselben mit eingestülpt wird, kann eine Verbindung mit der flimmernden Bauchrinne hergestellt werden; diese Verbindung halte ich daher für eine sekundäre Erwerbung, wie mir namentlich das Verhalten von Proneomenia vagans zu beweisen scheint; sie fehlt bei Neomenia grandis, Amphimenia neapolitana, Myzomenia banyulensis und nach Pruvot auch bei anderen Formen. Nicht den geringsten Grund kann ich finden, der Wirén's Auffassung zu unterstützen vermöchte, dass ursprünglich »die Kloake nur der hintere Theil dieser Rinne ist«, und darum braucht auch bei Chaetoderma die Kloake nicht »als Überbleibsel der Bauchrinne betrachtet« zu werden.

Mit dieser Einbeziehung der Umgebung hängt auch die Ausbildung der abdominalen Hakenbündel zusammen, welche bei Neomenia noch außerhalb der Kloake liegen, während sie bei Proneomenia vagans in deren Öffnung hineinrücken. Diese Organe scheinen mir darum bemerkenswerth zu sein, weil sie bisher — wahrscheinlich in Folge von

Auflösung der Kalktheile — nicht in ihrer wahren Natur erkannt sind. Dass sie bei anderen Neomenia- und Proneomenia-Arten (desiderata, gorgonophila) vorkommen, scheint mir zweifellos (Wirén's »fingerförmige Drüsen«); vielleicht sind auch in den seitlichen Einstülpungen der Kloake bei Pruvotia sopita solche Haken vorhanden gewesen.

Verwandte Bildungen, weil auch umgewandelte, vielleicht nur sehr vergrößerte Hautstacheln, sind die zwei Kloakenspicula, die ich bei Proneomenia vagans gesehen habe und die auch bei Pararrhopalia Pruvoti und Neomenia Dalyelli vorkommen. Bei der letzteren kann man nach der Lage dieser Spicula an eine Homologie mit den fehlenden Hakenbündeln denken, dagegen schließt bei Proneomenia vagans das gleichzeitige Vorkommen beider Organe eine solche Annahme aus. Fraglich bleibt es jedenfalls, ob die Kloakenspicula in allen Fällen homolog sind, ich würde mehr für die Annahme einer bloßen Analogie sein, da die Lage verschieden ist — bei Neomenia Dalyelli in der ventralen Leibeswand, bei Proneomenia vagans seitlich in der Leibeshöhle. Ob bei Proneomenia Langi solche Spicula oder Hakenbündel vorhanden sind, scheint mir nach Heuscher's Beschreibung etwas zweifelhaft, seine Fig. 6 und ähnlich auch Hubrecht's Darstellung von Proneomenia Sluiteri lässt auf letzteres schließen[1].

In der Gattung Neomenia findet sich noch ein ähnliches Organ, die Penisstacheln, von dem man gleichfalls zweifeln kann, ob es den Kloakenspicula von Proneomenia vagans homolog ist; mir ist kein durchschlagender Grund bekannt, welcher die eine oder die andere Annahme bewiese, doch scheint mehr gegen die Homologie zu sprechen als für dieselbe, denn die Ausbildung dieser Organe bei Neomenia ist wesentlich verschieden, sie sind größtentheils aus Cuticularsubstanz gebildet, nur an der Spitze verkalkt, sie bestehen aus zwei Theilen, dem Stachel und der Rinne, während die anderen ganz verkalkt und solide, einfache Stacheln sind, endlich stehen jene mit einer Drüse in Verbindung, welche bei diesen fehlt. Jedenfalls muss man annehmen, dass diese Organe bei Neomenia weit höher entwickelt sind als sonst.

Sowohl die Haken wie die Stacheln werden am wahrscheinlichsten dazu dienen, bei der Kopulation eine Anheftung der Thiere an einander zu ermöglichen.

Wo Kiemen in der Kloakenhöhle vorhanden sind, stehen sie in engster Beziehung zum Herzen, das unmittelbar vor ihnen liegt. Bei Neomenia grandis ist dieses ein ganz wohlentwickeltes Organ, während es bei anderen Formen, welchen die Kiemen fehlen, recht rudimentär erscheint. Sollte die Ausbildung des Herzens nicht mit der von Kiemen zusammenhängen, und seine Rückbildung mit dem Verschwinden der letzteren?

---

[1] Von einer Beziehung dieser Organe zu Byssusdrüsen (Hubrecht) kann in keinem Falle die Rede sein.

Das Rückengefäß ist bei Neomenia und bei Amphimenia neapolitana bis vorn zu verfolgen, wo es bei letzterer am Ende geschlossen ist und eine deutliche Wandung erkennen lässt, die auch sonst nicht fehlen wird und aus deren Öffnungen das Blut zu den umliegenden Organen gelangt, besonders zum oberen Schlundganglion.

Zwischen Darm und Leibeswand findet sich ein mehr oder weniger weiter Sinus, von dem in der ventralen Mitte ein Theil durch die transversalen Muskelzüge regelmäßigere Form erhält; von ihm geht bei Neomenia hinten ein weites Gefäß aus, das sich dann gabelt und in die Kiemen ergießt, deren zuführendes Gefäß es darstellt.

Ein Gegensatz zwischen dem Dorsalsinus, in welchem das Blut — bei Gegenwart von hinteren Kiemen in arteriellem Zustande — nach vorn strömt, und dem Darmsinus, durch welchen das Blut nach hinten zurückkehrt, scheint mir ganz unverkennbar zu sein. Der letztere kann als »primäre Leibeshöhle« oder »Hämocöl« (Ray Lankester) angesehen werden. Nur bei Neomenia grandis unter den von mir untersuchten Thieren habe ich gesehen, dass die Wände einzelner Bluträume und die Organe im hinteren Theile des Leibes mehr oder weniger vollständig von bindegewebigen Zellen bekleidet werden, wodurch stellenweise ein Endothel zu Stande kommt, welches das Epithel einer sekundären Leibeshöhle vortäuscht. Von Chaetoderma sagt auch Wirén (10, p. 60—61): »An mehreren Organen liegen dergleichen Zellen dicht an einander und haben dann das Aussehen eines Endothels. — Das Vorkommen der Plasmazellen ist jedoch thatsächlich ein sehr unregelmäßiges und eine zusammenhängende und vollständige Endothellage kommt bei Chaetoderma nicht vor.«

Während bei kleineren Formen der Respiration dienende Organe ganz fehlen können, erlangen bei den großen Proneomenia-Arten die Mundfalten und -Leisten, sowie die Bauchfalte und ihre Umgebung respiratorische Bedeutung, wodurch der ventrale Theil der Bluträume an Wichtigkeit gewinnt. Auch dem Enddarm wird eine Vermittelung von Athmung zugeschrieben; dass dessen Falten den Kiemenblättern von Neomenia nicht homolog sind, geht aus meiner obigen Ausführung (p. 291) hervor.

In den Bluträumen finde ich Blutkörperchen und Leukocyten, die beide wahrscheinlich allen Solenogastres zukommen. Die großen Elemente, welche ich als Chloragogenzellen bezeichne, finden sich bei Proneomenia, Amphimenia und Myzomenia, jedenfalls werden sie noch bei anderen Gattungen vorkommen, ob bei allen, ist zweifelhaft. Durch ihre massenhafte Anhäufung vor der Kloake entsteht die »Präanaldrüse«, ein wohl zweifellos exkretorisches Organ. Ob die Einstülpungen der Kloakenwand, welche Pruvot bei Pruvotia sopita beschrieben hat, dazu gehören, halte ich für zweifelhaft, dieselben werden vielleicht auf Hakenbündel zu beziehen sein. Die vorderen Ausstülpungen bei Ismenia und die von Paramenia sierra mögen eher zu dem Organ gehören.

Die zwei langgestreckten Keimdrüsen sind in der Regel von einander getrennt bis zur Einmündung in das immer einheitliche Perikard, bei Myzomenia ist ihr Hinterende unpaarig, bei Chaetoderma dagegen der vordere Haupttheil. Jedenfalls wird man annehmen müssen, dass ursprünglich der ganze Tractus, also auch der dem Perikard entsprechende Abschnitt, paarig gewesen ist. Die Keimdrüsen zeigen den Darmnischen entsprechende, bald größere, bald kleinere Ausbuchtungen; bei Neomenia sind zwei Längsgänge von den sackförmigen Gonaden gesondert, ein Verhalten, das man eben sowohl für primitiv halten kann, wie für eine sekundäre Ausbildung. Die hintersten Säcke dieser Gattung sind fertil, bei Neomenia grandis werden in ihnen die reifen Eier mit fremdem Samen in Berührung gebracht.

Bei jungen Thieren scheinen nur männliche Keimstoffe entwickelt zu werden, bei älteren beide zugleich, vielleicht bei noch älteren nur weibliche; möglicherweise ist es auch bei Chaetoderma nicht anders. Wenn die Drüsen beiderlei Stoffe enthalten, so pflegen die Eier an der Mittelwand, die männlichen Elemente an den seitlichen Theilen, besonders der Ventralwand, ausgebildet zu werden. Die Eier sind vermuthlich immer von zelligen Hüllen umgeben; im Kern sind die chromatischen Theile häufig in Zweizahl vorhanden, bei Neomenia und Rhopalomenia oft in bedeutender Anzahl. Die Köpfe der Spermatozoen sind meist einfach keulenförmig, doch haben sie bei Chaetoderma eine andere Form.

Die in ihrem Anfange immer paarigen Kloakengänge sind in den Endtheilen in der Regel mit einander verschmolzen, nur bei Lepidomenia (juvenis!) und Chaetoderma ganz getrennt; bei letzterer Gattung setzt sich ihr drüsiges Epithel in die Kloake fort. Die Ausbildung des gemeinsamen Endtheiles tritt vielleicht erst mit der Geschlechtsreife ein. Verschiedene Ausbuchtungen, die wohl meist (oder sämmtlich) als Receptacula seminis dienen werden, finden sich an dem nichtdrüsigen Theile der Kloakengänge; dass Vesiculae seminales überhaupt vorkommen, bezweifle ich, das Perikard wird vermuthlich ihre Funktion erfüllen — kommen doch bei rein weiblichen Neomenien verschiedene solche Säcke vor.

Manchmal entwickelt sich an der vorderen Umbiegung der Gänge eine besondere Drüse, namentlich bei Myzomenia und bei Proneomenia Sluiteri und Langi. Das Epithel dieser Drüse zeigt bei der letztgenannten Art nach Heuscher (Fig. 25) Ähnlichkeit mit dem der ersten, daher dürfte ihr bei den genannten Arten dieselbe Funktion zuzuschreiben sein — welche, scheint mir ungewiss, doch ist immerhin bemerkenswerth, dass dieses Epithel eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der Molluskennieren zeigt, wie auch Wirén meint, dass das Epithel im größten Theile der Kloakengänge von Chaetoderma exkretorische Bedeutung habe, doch sieht dieses nach Wirén's Abbildung (10, Taf. VI, Fig. 8) anders aus, als das fragliche von Proneomenia und Myzomenia.

Dass der drüsige Endtheil der Kloakengänge als Schalendrüse funktionirt, geht aus Pruvot's Beobachtungen und aus der Beschaffenheit des Sekretes hervor. Das Epithel ist bei den von mir untersuchten Arten aus flimmernden Stützzellen und Drüsenzellen zusammengesetzt, eben so bei Chaetoderma und wahrscheinlich bei allen Solenogastres. In der Schalendrüse von Proneomenia Langi hat Heuscher wahrscheinlich die Stützzellen wegen ihrer bedeutenden Länge und Schmalheit übersehen, eben so Pruvot bei Myzomenia. Bei jungen Thieren mag die Drüse noch unentwickelt sein, so wie es von Lepidomenia und von Amphimenia beobachtet ist.

Die Art der Ausmündung der Schalendrüse zeigt erhebliche Unterschiede: bei Proneomenia vagans öffnet sie sich einfach nach hinten in die Kloake, bei Myzomenia mit einem engen Loche von oben her in eine vordere Ausbuchtung derselben, bei Rhopalomenia in einem Vorsprunge der Kloake, bei Amphimenia nach außen vor der Kloake, bei Neomenia in eine tiefe Aussackung, die von der Kiemenhöhle getrennt ist und höchst wahrscheinlich als Vagina fungirt; hier ist auch die hintere Lippe der Ausmündung stark vorgezogen, mit Haftpapillen besetzt und schwellbar, demnach vermuthlich als Kopulationsorgan zu verwenden. Bei Chaetoderma endlich ist die Mündung der Kloakengänge paarig, neben den Kiemen gelegen.

Über die Frage, welche Gattungen der Solenogastres den Urformen am nächsten stehen, sei bemerkt, dass es am meisten begründet sein dürfte, der Gattung Proneomenia ursprüngliche Züge zuzusprechen. Wenn auch Manches in der Organisation von Neomenia für ursprünglich gelten kann, wie das Fehlen einer Radula (vgl. p. 289) und die Schlunddrüsen, die Taschen des Mitteldarmes und der Keimdrüsen, die weniger starke Cuticula, die Mehrzahl der Bauchfalten, die Kiemen, so kann man doch einige dieser Verhältnisse eben sowohl für modificirter halten, als bei Proneomenia, wie es von den Penisstacheln, der Vagina und dem Kopulationsorgan anzunehmen sein dürfte. Dass eine Radula, und zwar eine polystiche, der Ausgangsform zukam, hat Manches für sich, die Keimdrüsen können eben so gut ursprünglich einfache Säcke gewesen sein. Ob die eine Bauchfalte von Proneomenia allein von mehreren übrig geblieben ist, oder ob sich bei Neomenia die anderen später entwickelt haben, ist schwer zu entscheiden, doch könnte der zungenförmige Fortsatz von Neomenia grandis, wenn er dem verdickten Vorderende einer Mittelfalte entspricht, auf die Ursprünglichkeit einer solchen hinweisen. Die starke Ausbildung der Cuticula und das Fehlen von Analkiemen scheint aber doch von Proneomenia sekundär erworben zu sein.

Jedenfalls sind diese beiden Gattungen primitiver als manche andere, wie Myzomenia und namentlich Chaetoderma. Bei dieser ist das Fehlen der Bauchrinne, die Ausbildung der Längsmuskulatur, die Besonderheiten im Nervensystem, die undeutliche Abgrenzung der Mundhöhle gegen den Schlund und jedenfalls auch das Verhalten der Mundblase und des Mundschildes, die Beschaffenheit der Radula, das Vorhandensein der Mitteldarmdrüse (vgl. p. 278), die Verschmelzung der beiden Keimdrüsen als sekundär anzusehen. Das Getrenntsein der Kloakengänge könnte man geneigt sein für primitiv zu halten, doch ist es auffallend, dass dieselben sich weit in die Kloake hinein fortsetzen, was sonst nicht vorkommt; hieraus wird man schließen dürfen, dass der unpaarige Endtheil in die Kloakenhöhle hinausgerückt worden ist, jedenfalls in Folge der Ausbildung, welche die Kiemen erlangt haben, die von der Vorderwand der Kloake entspringen. Wenn man dieselben als homolog mit denen von Neomenia ansieht (vgl. p. 291), so wird man ihre Form für eine sekundäre Modifikation halten müssen, wofür auch die starke Ausbildung der in beiden Kiementrägern enthaltenen Muskulatur spricht, die bei Neomenia fehlt. Vielleicht hat eine solche Gabelung des zuführenden Gefäßes neben dem Enddarm, wie ich sie bei Neomenia gefunden, den Anstoß zur Ausbildung der beiden sekundären Kiemenfalten gegeben, durch welche der Kiemenapparat von Chaetoderma so große Ähnlichkeit mit dem mancher Mollusken erlangt hat.

Dresden, Februar 1894.

Verzeichnis der angeführten Litteratur.

1. v. Graff, Neomenia und Chaetoderma. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.
2. Hansen, Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma. Bergens Mus. Aarsberetn. for 1888.
3. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubr. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVII.
4. Kowalevski u. Marion, Contributions à l'histoire des Solénogastres ou Aplacophores. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. Vol. III.
5. Pruvot, Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. Arch. Zool. exp. gén. II sér., T. IX.
6. Simroth, Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. Diese Zeitschr. Bd. LVI.
7. Derselbe, Bronn's Klassen und Ordnungen. Bd. III. Mollusken. 2. Aufl.
8. Thiele, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX.
9. Derselbe, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXV.
10. Wirén, Studien über die Solenogastres. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. Kongl. Sv. Vetenskaps-Ak. Handl. Bd. XXIV.
11. Derselbe, II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata. ibid. Bd. XXV.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

bc, Cerebrobuccalkonnektiv;
c, Herz;
cd, dorsaler Blinddarm;
cl, Kloake;
clv, Konnektiv zwischen Bauch- und Seitenstrang;
cm, Ringmuskel;
cop, Begattungsorgan;
copr, dessen Retraktor;
cp, Cerebropedalkonnektiv;
ct, Cuticula;
d, Kloakengänge;
da, Anfangstheil derselben;
dam, unpaariger Endtheil derselben;
dp, nach hinten gerichteter Theil derselben;
dpr, Perikardialgänge;
eg, Ausführungsgang der Speicheldrüsen;
ep, Epithel;
g, vordere Bauchgrube;
gb, Buccalganglion;
gc, oberes Schlundganglion;
gla, vorderes Seitenganglion;
gm, Hautdrüsenzelle;
gma, vordere Bauchdrüse;
gmp, hintere Bauchdrüse;
gs, Speicheldrüse;
gsa, ampullenförmige Speicheldrüse;
gsi, Schlunddrüsen;
hp, Hypodermis;
i, Mitteldarm;
ir, Enddarm;
is, Darmsinus;
k, Kerne;

kn, Radulaknorpel;
lac, Konnektiv zwischen oberem Schlund- und vorderem Seitenganglion;
lm, Längsmuskel;
m, Muskel;
mc, Mundcirren;
mf, Mundfalte;
mh, Mundhöhle;
ml, Mundleisten;
n, Nerv;
nl, Seitenstrang;
nv, Bauchstrang;
o, Mundöffnung;
oe, Ösophagus;
ov, Eier;
p, Perikardium;
ph, Pharynx;
pnp, Präanaldrüse;
ps, Penisstachel;
psd, Drüse desselben;
r, Radula;
rm, Radiärmuskel;
rs, Receptaculum seminis;
s, Septum;
sp, Spiculum;
spa, abdominales Hakenbündel;
sr, Radulascheide;
trm, Transversalmuskel;
v, Blutraum;
vag, Scheide;
vd, Dorsalgefäß;
vv, Ventralsinus.

Tafel XII.

Fig. 1—50. Neomenia grandis.

Fig. 1. Das Thier in natürlicher Größe, von der Seite gesehen. Fig. 1*a*, Vorderende, Fig. 1*b* Hinterende desselben in Ventralansicht, wenig vergrößert.

Fig. 2. Hautstacheln. *a*, vom Rückenkiel, *b*, aus dem vorderen Theile der Mundhöhle. Seibert V, 1.

Fig. 3. Stück der Hypodermis und Cuticula mit Hypodermisfortsätzen und Stacheln. Seibert III, 1.

Fig. 4*a* u. *b*. Hypodermisfortsätze. Seibert VII, 1.

Fig. 5. Subepitheliale Hautdrüsenzellen. Seibert V, 1.

Fig. 6. Pigmentzelle aus dem subepithelialen Gewebe. Seibert VII, 1.

Fig. 7. Abdominale Hakenbündel neben der Bauchrinne. Seibert I, 1.

Fig. 8. Schnitt durch das terminale Sinnesorgan. Seibert I, 1.

Fig. 9. Zelle aus der hinteren Bauchdrüse. Seibert V, 1.

Fig. 10. Theil eines Schnittes durch die vordere Bauchdrüse. Seibert V, 1.

Fig. 11. Querschnitt der Bauchrinne mit ihren Falten und Drüsen, der ventralen Muskulatur und der Bauchstränge. Zeiss A/2 (d. h. A mit abgeschraubter Endlinse), Seibert 1.

Fig. 12. Querschnitt des Thieres durch die Mundhöhle mit ihren Cirren und Leisten, der Mundfalte und dem Vorderende des Rüssels. Zeiss a*, Seibert 1.

Fig. 13. Querschnitt des Thieres durch den Schlund mit seinen Drüsen, Hinterende der Mund- und Rüsselhöhle, die vordere Bauchgrube mit dem zungenförmigen Fortsatze. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 14. Querschnitt durch den Wulst im Schlunde. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 15. Querschnitt durch die Mündung des Schlundes in den Mitteldarm. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 16. Theil eines Schnittes durch die Mundcirren mit ihren Nerven. Seibert III, 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch das Ende eines Cirrus. Seibert VII, 1.

Fig. 18. Theil des Epithels der Mundleisten mit Sinneszellen. Seibert V, 1.

Fig. 19. Theil eines Querschnittes durch den Rüssel. Seibert III, 1.

Fig. 20. Parenchymzellen aus demselben. Seibert VII, 1.

Fig. 21. Schlunddrüsenzellen. Zeiss D, Seibert 1.

Fig. 22. Theil eines Querschnittes der Schlundwand mit ihren Muskeln und Drüsen. Seibert III, 1.

Fig. 23. Schnitt durch das obere Schlundganglion. Zeiss A/2, Seibert 1.

Fig. 24*a*—*d*. Vier Schnitte durch ein vorderes Seitenganglion mit den Konnektiven und einem Nerv.

Fig. 25. Theil eines Schnittes durch das obere Schlundganglion. Seibert V, 1. *gl*, Neuroglia; *gli*, Gliazellen; *gz* und *gzm*, Ganglienzellen.

Fig. 26. Querschnitt durch Buccalganglion und Seitenstrang der linken Seite in ihrer gegenseitigen Lagerung. Fig. 26*a*, Querschnitt des vorderen Bauchganglions aus demselben Schnitte. Seibert I, 1.

Fig. 27. Querschnitt des hinteren Bauchganglions,

Fig. 27*a*, des hinteren Seitenganglions. Seibert I, 1.

Tafel XIII.

Fig. 28. Querschnitt durch das Ende des Mitteldarmes, die hinteren fertilen Gonadialtaschen, die Kloakengänge und den Penisstachel. Zeiss a*, Seibert 1.

Fig. 29. Querschnitt durch den Vorhof des Herzens, das Perikard mit Eiern, Enddarm, Ampulle der Kloakengänge, Vorderende der Vagina und die Drüse des Penisstachels. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 30. Anfang des linken Kloakenganges, das hinterste Konnektiv zwischen Bauch- und Seitenstrang, die zuführenden Kiemengefäße (*vv*). Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 31. Vorderende der Kiemen mit den zu- und abführenden Gefäßen, Ende des Darmes, die vereinigten Kloakengänge. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 32. Freie Hälfte von vier Kiemenblättchen. Seibert III, 1.

Fig. 33. Querschnitt der Keimdrüsen und Umgebung. Seibert I, 1.

Fig. 34. Querschnitt durch die hinteren fertilen Gonadialtaschen, in denen Eier und Samenmassen liegen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 35. Querschnitt durch das Ende der Perikardialgänge und das von Eiern erfüllte Perikardium. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 36. Theil einer Keimfalte und ein größeres Ei. Seibert V, 1.

Fig. 37. Samenmutterzellen. Seibert VII, 1.

Fig. 38. Reife Spermatozoen. Seibert VII, 1.

Fig. 39. Querschnitt der Herzkammer. *a*, der Vorkammer. Seibert I, 1.

Fig. 40. Theil der Wandung vom drüsigen Theile der Kloakengänge. Seibert V, 1.

Fig. 41. Falte vom nichtdrüsigen Theile derselben (Cilien nicht erhalten) mit Schleimtröpfchen und Spermatozoen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 42. Schnitt durch die Mündung der Kloakengänge in die Vagina. Zeiss a*, Seibert 1.

Fig. 43. Querschnitt der Vagina und des Kopulationsorgans. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 44. Drüsiges Epithel der Vagina. Seibert V, 1.

Fig. 45. Papille des Kopulationsorgans. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 46. Querschnitt durch das Vorderende eines Penisstachels und Receptaculum seminis. Seibert I, 1.

Fig. 47. Querschnitt durch einen Penisstachel mit Umgebung. Seibert III, 3.

Fig. 48. Epithel der Drüse des Penisstachels. Seibert V, 1.

Fig. 49. Theil eines Blutraumes aus der Leibeswand. Seibert VII, I.

Fig. 50. Blutzellen. Seibert VII, 1.

Tafel XIV.

Fig. 51—94. Proneomenia (Amphimenia) neapolitana.

Fig. 51. Theil der Hypodermis und Cuticula mit Stacheln und Hypodermisfortsätzen. Seibert III, 1.

Fig. 52. Die kleineren Stacheln. *a*, größere, radiäre. Seibert V, 1.

Fig. 53. Hypodermisfortsätze. Seibert V, 1.

Fig. 54. Radiärer Stachel mit Mutterzelle. Seibert III, 3.

Fig. 55. Unteres Ende eines solchen Stachels mit Mutterzelle. Seibert VII, 1.

Fig. 56. Subepitheliale Drüsenzelle. Seibert VII, 1.

Fig. 57. Anfang von Stachelbildung? Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 58. Querschnitt der Bauchfurche mit Umgebung (ventrale Muskulatur). Seibert III, 1.

Fig. 59. Zellen der Bauchdrüse aus der Kopfgegend. *a*, solche an der Bauchrinne. Seibert V, 3.

Fig. 60. Bauchfalte mit Sinneszellen. Seibert V, 1.

Fig. 61. Theil des Hautmuskelschlauches, vorn, dorsal, etwas schräg. Seibert III, 1.

Fig. 62. Theil der Längsmuskeln, Querschnitt. Seibert V, 1. *a*, dasselbe. Seibert VII, 1.

Fig. 63. Dorsale, radiäre Bindegewebszellen. Seibert VII, 1.

Fig. 64. Bindegewebszellen über den Keimdrüsen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 65. Chloragogenzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 66. Theil eines Schnittes durch die Präanaldrüse. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 67. Querschnitt eines Seitenstranges mit Konnektiv. Seibert V, 1. *a*, dasselbe mit dorsalem Nerv.

Fig. 68. Querschnitt eines Bauchstranges mit Konnektiv. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 69. Bauchstrang mit Kommissur und Nerv zur Leibeswand. Seibert III, 5.

Fig. 70. Querschnitt der Mundhöhle. Seibert III, 1.

Fig. 71. Querschnitt des Thieres durch das obere Schlundganglion und den hinteren Theil der Mundhöhle. Zeiss A/2, Seibert 1.

Fig. 72. Übergang des Pharynx in den Ösophagus mit Schlunddrüsen und Mündung der Speicheldrüsen. Seibert III, 1.

Fig. 73. Schlundepithel. Seibert V, 1.

Fig. 74. Querschnitt des Schlundes mit Radula und Speicheldrüsen. Zeiss A, Seibert 1.

Fig. 75. Querschnitt eines Mundcirrus. Seibert V, 1.

Fig. 76. Querschnitt durch den Ausführungsgang einer Speicheldrüse. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 77. Querschnitt durch die Radula mit Muskeln und Knorpeln. Seibert III, 3.

Fig. 78. Radulaplatte von der Fläche gesehen. Seibert V, 1.

Fig. 79. Linkes Buccalganglion. Seibert III, 3.

Fig. 80. Querschnitt durch das Ende des Schlundes. Zeiss A, Seibert 1.

Fig. 81. Querschnitt durch die Mitte des Thieres. Seibert I, 3.

Fig. 82. Querschnitt durch das blinde Vorderende des Dorsalgefäßes mit Umgebung. Seibert III, 3.

Fig. 83. Abgestoßener Theil einer Mitteldarmzelle. SEIBERT VII, 1.

Fig. 84. Kloakenepithel. SEIBERT VII, 1.

Fig. 85. Eier aus der Keimdrüse mit Follikeln. SEIBERT VII, 1.

Fig. 86. Drüsenähnliche Zelle aus der Keimdrüse. SEIBERT V, 1.

Fig. 87. Blutzellen. SEIBERT VII, 1.

Tafel XV.

Fig. 88. Querschnitt durch das Vorderende einer Keimdrüse, Dorsalgefäß und Darmepithel. SEIBERT V, 1.

Fig. 89—94. Querschnitte des Thieres durch den Enddarm, Kloakengänge, Kloake und Präanaldrüse, Herz und Perikardium. SEIBERT I, 3.

Fig. 95—107. Proneomenia vagans.

Fig. 95. Das Thier mit den Eingeweiden rekonstruirt, Bauchseite. ZEISS a*, SEIBERT 1.

Fig. 96. Hautstacheln. *a*, aus der Kloake, *b*, aus der vorderen Bauchgrube. SEIBERT V, 1.

Fig. 97. Abdominaler Haken. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 98. Theil eines Längsschnittes durch die Mundhöhle. SEIBERT III, 1.

Fig. 99. Längsschnitt des Schlundes. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 100. Schnitt durch die Radula am Anfange der Scheide. SEIBERT III, 3. *bcm*, Buccalkommissur.

Fig. 101. Einzelne Radulaplatten eines Gliedes. SEIBERT V, 1. *1*, die mittelste, *7*, die äußerste.

Fig. 102. Radulaknorpel einer Seite. SEIBERT V, 1.

Fig. 103. Epithel des Mitteldarmes. SEIBERT VII, 1.

Fig. 104. Längsschnitt der Kloake durch das Ende der Kloakenspicula, die Hakenbündel und die Präanaldrüse. SEIBERT III, 3.

Fig. 105. Epithel aus dem hinteren Theile der Kloake. SEIBERT V, 1.

Fig. 106. Epithel einer Speicheldrüse. SEIBERT V, 1.

Fig. 107. Vorderende eines Kloakenspiculum. SEIBERT V, 1.

Fig. 108—122. Rhopalomenia aglaopheniae.

Fig. 108. Das aufgerollte Thier. Wenig vergrößert.

Fig. 109. Hautstacheln. SEIBERT V, 1.

Fig. 110. Hypodermisfortsätze. SEIBERT V, 1.

Fig. 111. Spicula mit ihren Mutterzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 112. Querschnitt der Bauchfalte mit Sinneszellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 113. Querschnitt des Thieres durch die Mundhöhle und ein vorderes Seitenganglion. SEIBERT I, 1.

Fig. 114. Querschnitt durch die Mundöffnung und das obere Schlundganglion. Dieselbe Vergrößerung.

Tafel XVI.

Fig. 115. Querschnitt durch den Schlund, die Buccalganglien, die vordere Bauchgrube. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 116. Querschnitt durch die ampullenförmigen Speicheldrüsen, die Ausführungsgänge aller Drüsen, die rudimentäre Radulascheide. SEIBERT III, 1.

Fig. 117. Schlunddrüsenzellen. SEIBERT V, 1.

Fig. 118. Querschnitt durch das Hinterende des Ösophagus, Mitteldarm, Keimdrüse. SEIBERT I, 1.

Fig. 119. Mitteldarmepithel. SEIBERT V, 1.

Fig. 120. Querschnitt durch Enddarm, Perikardium und Kloakengänge. Seibert I, 1.

Fig. 121. Epithel vom drüsigen Theile der Kloakengänge. Seibert V, 1.

Fig. 121*a*. Ei aus der Keimdrüse. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 122. Querschnitt des Herzens. Seibert III, 3.

Fig. 123—129. Rhopalomenia Eisigi.

Fig. 123. Ansicht des Thieres. Ein wenig vergrößert.

Fig. 124. Hautstacheln. Seibert V, 1.

Fig. 125. Querschnitt durch das obere Schlundganglion mit seinen Nerven. Zeiss A, Seibert 1.

Fig. 126. Querschnitt durch Mundhöhle, Schlund, Speicheldrüsen. Zeiss A/2, Seibert 1.

Fig. 127. Querschnitt durch die Buccalganglien, vordere Bauchgrube. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 128. Dessgleichen durch die vorderen Bauchganglien, die rudimentäre Radulascheide und Bauchgrube. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 129. Querschnitt durch die Mitte des Thieres. Seibert I, 1.

Fig. 130—131. Rhopalomenia sp. juv.

Fig. 130. Hautstacheln. Seibert V, 1.

Fig. 131. Hypodermisfortsatz. Seibert V, 1.

Fig. 132—143. Myzomenia banyulensis.

Fig. 132. Spicula. Seibert V, 1.

Fig. 133. Hypodermis. *gm*, Drüsenzelle.

Fig. 133*a*. Rundliche Zelle. Seibert VII, 1.

Fig. 134. Basalzelle eines Stachels. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 135. Querschnitt durch das hintere Sinnesorgan, dessen Epithel quer getroffen ist. Seibert V, 1.

Fig. 136. Querschnitt durch die Mundhöhle. Seibert III, 1.

Fig. 137. Querschnitt durch die Mitte des Thieres. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 138. Hälfte eines solchen Querschnittes. Zeiss D, Seibert 1. Bauchrinne, Muskeln, Nerven.

Fig. 139. Übergang zwischen seitlichem und ventralem Mitteldarmepithel. Seibert V, 1.

Fig. 140. Querschnitt durch die Ausmündung der Kloakengänge. Seibert III, 1.

Fig. 141. Epithel eines vorderen Blindsackes der Kloakengänge. Seibert VII, 1.

Fig. 142. Epithel der Schalendrüse. Seibert V, 1.

Fig. 143. Blutzellen. Seibert VII, 1.

Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe.

Von

Prof. **Enrico Verson** (Padua).

Mit Tafel XVII.

Im Jahre 1889 veröffentlichte ich die Resultate einiger Untersuchungen über die ersten Phasen der Spermatogenesis bei der Seidenraupe in den anatomischen Berichten der Paduaner Versuchsstation. Zunächst unbeachtet geblieben, wurden dieselben in jüngster Zeit Gegenstand besonderer Besprechung seitens verschiedener Forscher, welche unter einander und von meinen eigenen Angaben zuweilen sehr wesentlich abweichen. Und da ich die Überzeugung schöpfen musste, dass meine Darlegung in italienischer Sprache zum Theil eine irrthümliche Auffassung gefunden, halte ich es für angezeigt die Gastlichkeit einer allverbreiteten Zeitschrift in Anspruch zu nehmen, um auf meine diesbezüglichen Befunde und Deutungen nochmals zurückzukommen.

Für Bombyx mori wird bekanntlich angenommen, dass beiderseits ein nierenförmiger Hode aus vier Abtheilungen oder Fächern sich zusammensetzt, welche mit verjüngten Enden dem sog. Hilus zustreben, und hier in einen gemeinschaftlichen Samengang münden.

Zerlegt man nun den gehärteten Hoden einer erwachsenen Raupe in regelmäßige Serienschnitte, so wird man für jedes einzelne Hodenfach früher oder später auf einen bestimmten Schnitt stoßen, welcher das von mir zuerst beschriebene Bild darbietet: Nahe der breiteren Basis, welche in situ dem äußeren Rande des Organs entspricht, birgt jedes Hodenfach eine riesige gekernte Zelle, deren Plasmaleib peripherisch meist mit ausgenagtem und befranstem Rande zu enden scheint (Fig. 1 u. 2). Die eingekerbten Stellen beschreiben kleine Kreisausschnitte (Fig. 4), welche jedoch im Allgemeinen etwas umfangreicher sind als die rundlichen Elemente, welche unmittelbar nach außen sich anschließen.

Diese letzteren erscheinen zunächst unter der Form gewöhnlicher Kerne, welche eine streng radiäre Lagerung um die Riesenzelle einhalten. Sieht man aber genauer zu, so gewahrt man leicht, dass sie von Plasmamasse umgeben sind, welche nur wegen ihrer besonderen Vertheilungsweise weniger ins Auge fällt. Dieselbe ist nämlich in radiärer Richtung zur centralen Riesenzelle vor und hinter jedem Kerne besonders angehäuft, seitlich fast verschwindend; und dadurch gewinnt es den Anschein, als ginge vom Centrum ein ganzer Strahlenkranz von plasmatischen Trabekeln aus, welche, centripetal wie zipfelig ausgezogen, nach der Peripherie zu sich verbreitern und im ganzen Verlaufe die obenerwähnten Kerne in sich (nicht zwischen sich) fassen (Fig. 1 u. 4). Ich habe diesen ziemlich scharf umschriebenen Abschnitt des Hodeninhaltes, seiner auffallenden Konfiguration wegen, Strahlenzone geheißen, muss aber sogleich hinzufügen, dass die scheinbaren Plasmatrabekeln nicht etwa lauter gleiche, an einander gereihte Kerne in sich beherbergen. Im Gegentheil wird der Eindruck der radiären Anordnung ganz besonders dadurch begünstigt, dass in der Substanz der Plasmastränge zunächst der Riesenzelle nur ruhende, getrennte Kerne eingestreut vorkommen, weiter nach außen solche in verschiedenen Theilungsphasen sich bemerklich machen, und ganz peripherisch endlich nur ganze Klumpen folgen, in welchen zwei, vier oder mehr Kerne beisammenliegen.

Während in den jüngsten Entwicklungsstadien der Larve der sämmtliche Inhalt jedes Hodenfaches aus einem eben solchen Strahlennimbus mit centraler Riesenzelle wesentlich besteht, nimmt dieser bei den erwachsenen Raupen nur einen verhältnismäßig sehr beschränkten Raum im Basaltheile des Hodenfaches ein, und ist alles Übrige von den bekannten Übergangsformen der specifischen Elemente besetzt, welche in strenger Entwicklungsfolge bis zum noch unerschlossenen Anfange des Vas deferens am entgegengesetzten Pole reichen[1].

Von diesen weiter gediehenen Formen der Wachsthums- und Reifungsperiode will ich vor der Hand ganz absehen. Dagegen erscheint es von der größten Wichtigkeit die unmittelbaren Beziehungen sogleich festzustellen, in welchen die von mir beschriebenen Gebilde der Riesenzelle und des Strahlenkranzes zu einander treten.

Bei der absoluten Kleinheit des Objektes und seiner Einzahl pro Hodenfach ist eine Präparation im frischen Zustande wohl ganz aussichtslos. Es bleibt uns daher kein anderer Ausweg als gehärtetes

---

[1] In der italienischen Abhandlung habe ich gezeigt, dass der Samenleiter sich blindsackartig am Hoden anlegt, und dass dieser Blindsack nur kurz vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings durchbrochen wird.

Material zu verwenden, welches eben die Herstellung von Schnittserien gestattet, die im günstigsten Falle vier brauchbare Präparate pro Hoden liefern können.

Solch gehärteten Präparaten sind auch die beiliegenden Bilder entnommen, und die Frage drängt sich unabweislich auf, in wie weit die Behandlung mit chemischen Reagentien eine künstliche Entstellung der natürlichen Verhältnisse etwa bedingen konnte.

Die angewendete Härtungsflüssigkeit war stets Pikrinschwefelsäure (Kleinenberg), die eine langjährige Erfahrung mich allen übrigen Reagentien bei larvalen Geweben vorziehen lässt. Mag aber die Pikrinschwefelsäure mit der nachfolgenden Alkoholbehandlung noch so schonend eingreifen, eine beträchtliche Schrumpfung der zarteren Gebilde ist unausbleiblich; und gewiss ist es nur dieser zuzuschreiben, wenn die centrale Riesenzelle auf mehreren meiner Bilder vom nachfolgenden Strahlenkranze durch einen mäßigen Abstand getrennt erscheint (Fig. 1 u. 4). Die zackigen Ausläufer des großen Zellenleibes einerseits, andererseits die unregelmäßigen Vorsprünge des Strahlenkranzes nach innen, weisen gebieterisch auf einen vorher bestehenden substantiellen Zusammenhang, der gewaltthätige Unterbrechung gefunden hat. Und ganz für dieselbe Deutung sprechen die kleinen Kreisausschnitte, aus welchen sich meistens die zackigen Kontouren des centralen Zellenleibes zusammensetzen, während nackte Kerne nicht selten in der Nähe zu Tage liegen oder partiell entblößt aus dem gegenüberliegenden Rande der Strahlenzone vorragen. Ist überhaupt eine Vereinigung einzelner Bilder zu einer Gesammtvorstellung zulässig, so muss meine Annahme wahrhaft berechtigt erscheinen, dass die Plasmastränge der Strahlenzone im lebenden Zustande eine unmittelbare Fortsetzung des Riesenzellenleibes darstellen, und in ihrer Masse zahlreiche Kerne einschließen, welche in Folge irgend eines geeigneten Nachschubes, centrifugal ausrücken und sich gleichzeitig zu allmählich heranwachsenden Kernkolonien vermehren.

Dass diese Kerne von Haus aus kein umschriebenes Plasmaterritorium besitzen, geht daraus hervor, dass man deren nicht selten im kompakten Körper der Centralzelle liegend findet. Dass selbst im Zustande von beginnender Kolonie eine strenge Abgrenzung von zugehöriger Plasmamasse nicht stattgefunden, beweist das Vorkommen einzelner Trabekel in der Strahlenzone, wo mehrere centrifugal anwachsende Auftreibungen von Kernhaufen mit kernlosen Verschmälerungen abwechseln.

Ob aber die radiären Risse und Spalten der Plasmamasse, welche bei gehärteten Präparaten in der Strahlenzone auftreten, alle präformirt seien, — das dürfte allerdings nicht leicht zu entscheiden sein. Gesetzt der Fall (hier sei es nur als Möglichkeit angedeutet), dass von der Centralzelle aus immer neue Kerne in den Strahlenkranz nachrücken, so würden zweifelsohne die vorher eingedrungenen allmählich weiter hinausgeschoben werden; und wenn unterwegs jeder dieser hinausgeschobenen Kerne zu einem immer größeren Haufen heranwachsen sollte, so würde dies sicherlich genügen, um dem resultirenden Gebilde eine strahlenförmige Anordnung zu verleihen. Fügt man noch hinzu, dass die einzelnen Kerne sowohl als die durch Theilung aus ihnen hervorgegangenen Kernhaufen jedenfalls in nächster Nähe eine gewisse Verdichtung des gemeinschaftlichen Plasmas und dadurch eine Verdünnung an anderen kernlosen Stellen bedingen dürften, so ließe sich ohne Schwierigkeit beweisen, dass die scheinbare Maschenstruktur des Plasmas in der Strahlenzone nicht nothwendig präformirt zu sein braucht.

Wenn ich nichtsdestoweniger dazu neige eine solche anzunehmen, so liegt der Grund vornehmlich in den analogen Verhältnissen, welche von den höher entwickelten Spermatocysten, außerhalb des Strahlenkranzes, dargeboten werden.

Bekanntlich gehen die herrschenden Ansichten über den feineren Bau des Hodens bei den Lepidopteren dahin, dass die äußere Kapsel in jedem einzelnen Fache von Epithel überzogen und der ganze Innenraum durch Bindezellen in besondere Follikel getheilt sei, welche je eine Spermatocyste beherbergen.

Ich muss nun auf Grundlage meiner Beobachtungen sowohl die Existenz eines Epithels als auch jener besonderen Follikel für die Seidenraupe entschieden in Abrede stellen.

Was die Kapsel anlangt, so besteht sie aus welligem, zellreichem Bindegewebe. In den äußeren Schichten treiben die Bindegewebszellen zahlreiche Verästelungen, welche um so spärlicher werden, je mehr man sich der inneren Fläche nähert, die der Höhle des Organs zugekehrt ist. Dabei werden die einzelnen Zellen abgeplattet und verschmelzen schließlich zu einer kontinuirlichen Masse mit eingestreuten, während des Wachsthums sich noch weiter theilenden Kernen. Auf den ersten Blick empfängt man daher wirklich den Eindruck eines epithelialen Belages. Dass dem aber nur Schein zu Grunde liegt, beweist zunächst das Verhalten Farbstoffen und Metallsalzen gegenüber, welche keine Zellgrenzen zu erwecken vermögen; noch überzeugender wirkt der Vergleich verschiedener Entwicklungsperioden, sowie die Übergangsphasen, welche stufenweise von den verästelten Bindegewebszellen der oberflächlichen Schichten zu den verschmolzenen der tieferen Kapselauskleidung führen.

Aus der Kapsel entwinden sich nun mit fortschreitender Entwicklung der Larve immer zahlreichere Tracheen, welche frei in die Höhle des Hodens sich strecken und zwischen den Spermatocysten verästeln; aber Bindegewebsstränge, aus welchen sich etwaige Follikelgerüste ableiten ließen, habe ich auch nicht ein einziges Mal übertreten gesehen. Und eben so erfolglos sind alle meine Auspinselungsversuche an gehärteten und ungehärteten Präparaten geblieben, wo bei wirklicher Anwesenheit eines besonderen Gerüstes einzelne unzweideutige Reste desselben sich dem aufmerksamen Beobachter doch nicht entziehen dürften.

v. La Valette St. George hat nachgewiesen, dass die Zellen der Cystenhaut eben so wie die Spermatocyten aus den Theilungsprodukten seiner Spermatogonien hervorgehen, und derselbe Autor hat zuerst gefunden, dass bei Lepidopteren die Spermatocysten meist kürzere oder längere Fortsätze zeigen, durch welche sie sich gegenseitig fixiren (Spermatologische Beiträge. V. Archiv f. mikr. Anat. XXX). Meine eigenen Befunde führen zu ganz ähnlichem Resultate, nur mit diesem Unterschiede, dass ich protoplasmatische Verbindungsfäden nicht bloß zwischen den ausgebildeten Cysten, sondern sogar zwischen den Spermatogonien v. La Valette's entdecke, aus welchen die Spermatocysten nachträglich sich ausbilden. Der Leser dieses kurzen Berichtes hat wohl sogleich begriffen, dass die Spermatogonien v. La Valette's jenen Kernen meiner Darstellung entsprechen, welche im Plasma des Strahlenkranzes hart am Rande der Riesenzelle eingebettet liegen. Bei Isolirung frischer Präparate ist es eben unvermeidlich, dass die Plasmaumhüllung des einzelnen Kernes an den dünneren Verbindungsstellen reißt, und dass die Risse durch nachfolgende Kontraktion sich wieder ausgleichen. Hält man nun die vorausgeschickten Betrachtungen gegenwärtig, welche den organischen Zusammenhang meiner Riesenzelle mit dem Strahlenkranze begründen, so wird man unabweislich zum Schlusse geführt, dass alle specifischen Elemente des Hodeninhaltes mit einander und mit dem Körper der Riesenzelle selbst zuammenhängen, oder mit anderen Worten, dass jede Riesenzelle alle übrigen specifischen Elemente eines Hodenfaches in ihrem eigenen Leibe hegt und nährt. Ja, die Kontinuität des doch so mannigfaltig verzweigten Plasmakörpers geht noch weiter, indem selbst die randständigen Zellen der Spermatocysten (Samentochterzellen) durch eine gute Weile mit einander und mit den sog. Cystenhäuten theilweise verwachsen bleiben. Und als ob es der Beweise noch nicht genug wären, konnte ich wiederholt den Zusammenhang der Riesenzelle mit ausgebildeten Spermatocysten direkt beobachten. An einigen Präparaten nämlich, wo die

Riesenzelle mit einem Theile ihres Plasmakörpers die Kapselwand unmittelbar berührt, setzt sich derselbe als ziemlich breites helles Band noch seitlich fort und kann längs der Kapselwand selbst noch weit über den hier unterbrochenen Strahlenkranz verfolgt werden (Fig. 1); von diesem plasmatischen Bande sieht man nun hier und da einzelne Fäden mit breiter Basis gegen den Hodenraum aufsteigen, und günstigen Falls an eine vorliegende Spermatocyste sich ansetzen!

Ist der Umwandlungsprocess so weit gediehen, dass die letzte Theilung der Spermatocyten (Samenenkelzellen) stattgefunden und die bisher kugeligen Spermatocysten sich zu strecken beginnen, um schließlich die Schlauchform anzunehmen, — dann schwinden erst die sehr verdünnten Verbindungsfäden gänzlich, und die Samenschläuche feiern ihre vollständige Unabhängigkeit von der Riesenzelle.

Die hier gebrachte Darstellung unterscheidet sich von der allgemein üblichen wesentlich darin, dass ich, abgesehen von der centralen Riesenzelle, die vor mir Niemand gesehen hatte, zwischen den sogenannten Spermatogonien oder Ursamenzellen dieselben plasmatischen Verbindungsfäden finde, wie sie für die Spermatocysten nach dem Vorgange v. La Valette's ohne Widerspruch angenommen sind. Es wäre auch nicht gut einzusehen, wie letztere im weiteren genetischen Verlaufe zu solchen Fixirungsorganen gelangen sollten, wenn sie deren in den ersten Entwicklungsphasen entbehrt hätten. Aber ich will diesen Umstand ausdrücklich hervorheben, weil er zum Überflusse noch eine indirekte Bestätigung des oben begründeten Satzes mit sich bringt, dass die Ursamenzellen keine territorial abgeschlossene Zellen bedeuten, die etwa in Nischen oder Höhlungen meiner Riesenzelle oberflächlich eingelagert wären, sondern dass sie vielmehr den mit gemeinschaftlicher Plasmaumhüllung versehenen Kernen der innersten Strahlenzone entsprechen, und daher einerseits mit den angehenden Spermatocysten, andererseits mit dem Leibe der Riesenzelle substantiell zusammenhängen.

Ist dieses einmal festgestellt, so lässt sich die dringende Frage nicht weiter umgehen, woher diese Kerne denn kommen mögen, da wir doch genau wissen, wohin sie gehen und was sie werden?

Ich glaube, man kann der einen oder der anderen dieser zwei Möglichkeiten nicht entgehen: Entweder sind obengenannte Kerne an ihrem Fundorte ursprünglich zu Hause, wo sie trotz Erzeugung immer neuer, centrifugal hinausgeschobener Descendenz persistiren, oder sie wandern von innen in den Strahlenkranz ein, wo jeder für sich zu einer Kolonie sich vermehrt und schließlich zu einer reifen Spermatocyste wird, die von ununterbrochenem Nachschube dem Samengange allmählich zugeführt wird. Dass dieses Letztere in Wirklichkeit geschieht, i. e., dass die zu weiterer Theilung bestimmten Kerne jeder für sich aus dem Inneren in den Strahlenkranz einwandern, — dafür habe ich dreifachen Beweis erbracht: 1) indem ich das Glück hatte zu wiederholten Malen Riesenzellen zu begegnen, deren centraler Kern in Theilung eben begriffen war (Fig. 1, 2, 3 u. 4), 2) durch Hinweis auf das häufige Vorkommen im eigentlichen Leibe der Riesenzelle von sekundären Kernen, welche offenbar auf dem Wege sind die kurze Strecke zwischen Haupt-(Riesen)kern und Strahlenzone zu durchwandern (Fig. 1, 4, 5), 3) durch Feststellung der Thatsache, dass diese sekundären Kerne bis zum Eintritte in die Strahlenzone chromatinarm bleiben, eben so wie der Hauptkern sich als solcher erweist, während gleich darauf ihre Chromatinmenge bedeutend zunimmt.

Wenn der Ausspruch Joh. Müller's zu Recht besteht, dass ein einziger positiver Befund zahlreiche negative aufzuheben im Stande ist, so sollte die direkte Beobachtung des in Theilung begriffenen Riesenkernes jede weitere Erörterung überflüssig machen, und ich will an dieser Stelle auch nicht mehr Details über den Theilungsprocess desselben heranziehen. Aber die Gelegenheit bietet sich mir günstig dar, eine jüngste Beobachtung noch ganz kurz zu erwähnen, welche meine Auffassungsweise der Spermatogenesis beim Seidenspinner vollkommen bestätigt.

Ist der Hoden, der in Schnitte zerlegt wurde, einem reifen, schon mehrmals gepaarten Schmetterlinge entnommen, so erscheint das Bild jedes Fachinhaltes wesentlich von demjenigen verschieden, welches der vorhergehenden Beschreibung zu Grunde lag (erwachsene Larve vor dem Einspinnen). Der weitaus größte Theil des Fachraumes ist dann von reifen Samenschläuchen eingenommen, und sind die noch nicht so weit gediehenen Spermatocysten auf einen engen Ring um die Riesenzelle zusammengedrängt, an dem die radiäre Anordnung der früheren Strahlenzone fast gänzlich verwischt erscheint. Vereinzelte, noch nicht zu Kolonien angewachsene Kerne, wie sie bei der erwachsenen Raupe die innersten Reihen der Strahlenzone ausmachen, finden sich an dieser Stelle nicht mehr vor. Dagegen machen sich mehrere solche innerhalb des Körpers der Riesenzelle selbst bemerkbar (s. Fig. 5), wo ein unerwartetes Hindernis ihnen den Ausgang verwehrt. Die Riesenzelle ist nämlich altersschwach geworden, ihre verästigten Fortsätze schrumpfen bis zum eigentlichen Körper zusammen, und noch bevor diese gänzlich geschwunden sind, hat sich der Zellenkörper selbst zu einem braunen, wulstigen Ektoplasma verdichtet, welches wie ein undurchdringlicher

Wall das noch saftige Entoplasma und dessen Einschlüsse behütet. Eine glänzendere Bestätigung der Annahme, dass die im Plasma der Strahlenzone gelegenen sekundären Kerne wirklich Abkömmlinge des Riesenkernes sind, hätte ich kaum erhoffen können!

Einwände und Berichtigungen[1].

1) In den Remarques zu seinem Développement du ver-a-soie du murier dans l'oeuf (Lyon 1891), gedenkt A. Tichomiroff in sehr verbindlicher Weise meiner Arbeiten über Bombyx mori und führt die von mir gebrachte Darstellung der Spermatogenesis an, um die Ansicht zu bekämpfen, dass die Cystenblasen mit den Geschlechtszellen einen gemeinschaftlichen Ursprung haben sollten. Tichomiroff behauptet vielmehr, dass die Kapsel des Hodens dünne Bindegewebsbündel zwischen die Geschlechtsprodukte schickt, welche auf diese Weise zu einzelnen Spermatocysten abgetrennt werden (en partageant la masse des cellules sexuelles en sphères spermatiques), und stützt sich dabei vorzugsweise auf den Befund, dass bei jungen Larven der zweiten Altersperiode die Kerne der Geschlechtszellen nur schwach, jene des Kapselgewebes und der vermeintlichen Follikelzellen (tissu conjonctif des cloisons qui partagent la glande en compartiments) dagegen stark mit Boraxkarmin sich färben.

Tichomiroff vermuthet, dass unsere verschiedene Auslegungsweise in der zu starken Einwirkung der von mir verwendeten Pikrinschwefelsäure ihren Grund haben könne. Ich muss dagegen versichern, mit Pikrinschwefelsäure bei Insektengeweben stets eine unvergleichlich bessere Erhaltung der natürlichen Verhältnisse als bei Anwendung von Chromsalpetersäure erzielt zu haben, und möchte meinerseits dem Zweifel Ausdruck geben, ob der verschiedene Färbbarkeitsgrad mit Boraxkarmin, auf den Tichomiroff sich wesentlich beruft, nicht etwa darauf zurückzuführen wäre, dass die Kerne der Cystenblasen ihre Maximalzahl schon erreicht haben und sich nicht weiter theilen, während jene der Geschlechtszellen in lebhafter Vermehrung sich noch befinden: bekanntlich übt der relative Ruhe- oder Thätigkeitszustand einer Zelle sehr empfindlichen Einfluss auf die Imbibitionsfähigkeit derselben mit Farbstoffen.

2) Cholodkovsky beschreibt in seiner Mittheilung, »Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren« (Zool. Anz. Nr. 391), die Spermatogenese von Laphria in einer Art, »die an den von Verson für Bombyx mori beschriebenen Vorgang lebhaft erinnert. Im blinden ...

---

[1] Die einschlägige Litteratur bis 1889 ist in meiner italienischen Abhandlung berücksichtigt.

Ende der Testikelröhre liegt eine kolossale ... Zelle, die Spermatogonie, von welcher der ganze Inhalt des Hodens herstammt.... Von dieser Zelle gehen strahlenartig Plasmaauswüchse aus (wie bei Bombyx mori), in welche zahlreiche Kerne eingebettet sind. In der centralen Plasmamasse der Spermatogonie habe ich niemals einen einzigen großen Kern gefunden (Verson), sondern immer mehrere große Kerne von unregelmäßiger Gestalt.... Außerdem habe ich im Plasma der Spermatogonie immer zahlreiche kleine Chromatinkörperchen gefunden, die zuweilen etwas gekrümmt erschienen und öfters zu kleinen Häufchen vereinigt waren. Nach diesen Bildern zu urtheilen, wird die Kerntheilung in der Spermatogonie von Laphria nicht amitotisch sich vollziehen (wie es Verson für Bombyx mori beschreibt), sondern eine typische mitotische Theilung sein«.

Ich besitze keine eigenen Erfahrungen über die Hoden der Dipteren, welche eine nähere Prüfung der letzteren Vermuthung rechtfertigen könnten. Was aber die Gegenwart von mehreren Kernen im Plasma der Spermatogonie von Laphria betrifft, dürfte es hier am Platze sein daran zu erinnern, dass ich für Bombyx mori Kernfragmentirungen beschrieben habe, welche ähnlichen Schein erwecken könnten.

3) In meiner Arbeit, »La Spermatogenesi nel Bombyx mori«, sowie in einer Notiz, »Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung« (Biol. Centralblatt XI), hatte ich angenommen, dass bei Bombyx mori der Kern der Spermatogonie, in Ermangelung jedes mitotischen Anzeichens, sich amitotisch theile. Dr. O. vom Rath hat diese Annahme nicht recht passend gefunden zu seiner kategorischen Verallgemeinerung, dass alle Zellen, welche einmal amitotische Kerntheilung erfahren haben, sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch theilen können, vielmehr sicherem Untergange entgegen gehen (Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Diese Zeitschr. Bd. LVII); und ohne in Abrede zu stellen, dass er Präparate über das von mir behandelte Objekt nie gesehen hat, dekretirt er kurz, dass meine Abbildungen an Klarheit sehr zu wünschen übrig lassen, und dass überhaupt die Angaben Verson's nur mit größter Vorsicht aufgenommen werden dürfen, da gegen die Richtigkeit derselben große Bedenken erhoben werden müssen. Dass meine Abbildungen nicht geziert, oder wie man zu sagen pflegt, vervollständigt sind, gebe ich gern zu: sie sind eben den Präparaten treu nachgezeichnet und bringen schlimmsten Falls, wo die Gewebselemente zu gedrängt standen, eine geringere Anzahl derselben zur Darstellung, um die Klarheit des Bildes eben nicht zu stören. Was hingegen die Art und Weise betrifft, über

Objekte abzuurtheilen, die man eingestandenerweise gar nicht kennt, lässt sich nicht leugnen, dass die von O. vom Rath beliebte Methode sehr billig zu stehen kommt: ob sie auch recht erbaulich sei, das überlasse ich dem Leser sich selber zurecht zu legen.

4) Eine Preliminary note on the Spermatogenesis of Bombyx mori ist jüngstens noch im Zool. Anzeiger Nr. 438 erschienen. Herr Nogakushi, welcher bei Prof. Ischikawa in Tokio arbeitete, kommt auch auf die von mir beschriebene Riesenzelle zu sprechen, und drückt sich folgendermaßen aus: .... Into each of these new depressions (embryonic stage) a follicular cell enters, which soon enlarges and loses its cell-wall. The genital elements already present now arrange themselves around this follicular cell and in later stages it is clearly to be seen that there is a protoplasmatic communication between this invaginated follicular cell and the genital cells. I have never found, as Verson states, this central cell in the state of division in tracing it from the time when it is recognizable until after the copulation of the imago... Demnach glaubt Nogakushi, dass die besprochene Bildung nicht als eine Keimzelle, sondern vielmehr als eine Fußzelle (supporting cell) oder einer Rachis in der Funktion entsprechend anzusehen sei. Da ich selbst im italienischen Texte auf die Analogie hingewiesen habe, welche zwischen meiner Riesenzelle und der Sertoli'schen Zelle zu bestehen scheint, wäre jedes Urtheil über diesen Schlusssatz bis zur ausführlichen Arbeit, welche Nogakushi verspricht, nur voreilig. Dagegen dürfte es am Platze sein, der Erklärung, dass die Centralzelle (wohl Centralkern!) niemals in Theilung befunden wurde, meinerseits folgende Frequenzangaben gegenüber zu stellen. Ich habe die Geschlechtsorgane von im Ganzen 43 Männchen aus verschiedenen Entwicklungsstadien in Schnittserien zerlegt. Dem zufolge habe ich 344 Spermatogonien oder Riesenzellen zu Gesicht bekommen, und darunter 9 (sage neun) mit deutlich eingeschnürtem oder fragmentirtem Kerne gezählt. Die Erzielung dieser nicht sehr zahlreichen positiven Befunde hat also nicht unbedeutende Opfer an Zeit und Geduld erfordert, während aus der Schrift Nogakushi's nicht zu entnehmen ist, ob die Untersuchungen dieses Autors auch genügend ausgedehnt waren, um einer Täuschung durch die von Natur aus enorme Prävalenz der negativen Befunde wirksam zu begegnen.

Padua, im März 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1. Riesenzelle mit eingefurchtem Kerne; die Strahlenzone *Z* erscheint unterbrochen, wo der Zellenkörper der Hodenkapsel (*cp*) unmittelbar anliegt. Larve aus der dritten Altersperiode. Färbung mit karmins. Ammoniak. Hartnack 8, III.

Fig. 2. Isolirter Körper einer Riesenzelle mit eingeschnürtem Kerne; aus einer Larve, welche sich zur dritten Häutung anschickte. Behandlung mit Hämatoxylin und einfach chromsaurem Kali. Hartnack 8, III.

Fig. 3. Beginnende Kernfurchung in einer Riesenzelle aus eben eingesponnener Larve. Karmins. Ammoniak. Reichert 9, III.

Fig. 4. Fragmentirter Kern in einer Riesenzelle aus junger Puppe. Hämatoxylin mit einfach chromsaurem Kali. Reichert 9, III.

Fig. 5. Riesenzelle aus einem älteren Schmetterlinge. Die Strahlenzone ist nur durch wenige Spermatocysten mehr angedeutet, welche auch schon in Samenschläuche überzugehen beginnen. Der Körper der Centralzelle retrahirt sich zu einem ektoplasmatischen Wulste (*PW*), während das Entoplasma nebst dem Primordialkerne (*PK*) noch mehrere sekundäre Kerne (*SK*) einschließt. Safraninfärbung. Hartnack 8, III.

Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und Menschen.

Von

Dr. **A. Bühler,**
I. Assistent am anatomischen Institut, Würzburg.

Mit Tafel XVIII und XIX.

Bei Untersuchungen am Kanincheneierstock sah ich mich veranlasst, auch der Frage nach der Herkunft der Eier näher zu treten.

Nachdem so viele ausgezeichnete Forscher schon auf diesem Gebiete gearbeitet haben, darf ich kaum hoffen, wesentlich Neues zu bringen. Es existiren aber gerade auf dem Gebiete der Ei- und Follikelbildung manche unklare Punkte, und so viele unerledigte Streitfragen, dass auch der kleinste Beitrag in dieser Sache nicht zwecklos sein mag.

Da beim Embryo die Wachsthumsvorgänge so reich sind, dass sie eine Übersicht sehr erschweren, so wählte ich als Untersuchungsobjekte Ovarien von neugeborenen Kaninchen und von solchen im Alter von ein und zwei Tagen. Doch haben mir auch Ovarien von Kaninchen im Alter von drei bis vier und sechs Wochen gute Dienste geleistet. Eine Reihe von Ovarien erwachsener, theils gravider, theils nicht gravider Kaninchen, die mir durch die Güte des Herrn Professor O. Schultze zugänglich waren, konnte ich für die Eibildung nicht beiziehen, weil ich dort nichts von derselben beobachten konnte.

Ich will vorausschicken, dass ich die beim Kaninchen gewonnenen Anschauungen nicht auch auf andere Thiere übertragen will. Doch glaube ich, dass von den Vorgängen der Eibildung, wie sie beim Neugeborenen sich finden, sich doch wohl Schlüsse ziehen lassen auf frühere Entwicklungsstadien; denn es ist nicht anzunehmen, dass die Geburt diesen Process in der Weise beeinflusse, dass ein principieller Unterschied zwischen Embryo und Neugeborenem darin statt hat.

Die untersuchten Ovarien waren alle lebenswarm theils in Flemming'scher Chromosmium-Essigsäure, theils in Kleinenberg'scher Pikrinschwefelsäure, eines in absolutem Alkohol fixirt, in Alkohol gehärtet, mit Boraxkarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und in Serien von der Schnittdicke 5, 8, 10 und 15 μ zerlegt. Einige schwach gefärbte Schnitte wurden auf dem Objektträger mit Heidenhain's Hämatoxylin nachgefärbt.

Die Resultate stimmten bei den verschiedenen Behandlungsmethoden in allen wesentlichen Punkten überein, und befriedigten am besten bei den mit Flemming'scher Lösung oder Pikrinschwefelsäure fixirten und mit Boraxkarmin durchgefärbten Präparaten. Die unten erwähnten Ovarien des jungen Fuchses, die ich der Güte des Herrn Geheimrath Prof. Dr. v. Kölliker verdanke, wurden in Pikrinschwefelsäure fixirt, mit Boraxkarmin durchgefärbt und analog den anderen Ovarien weiter behandelt.

Zeigt schon das Keimepithel des erwachsenen Kaninchens nicht stets dieselbe Form, indem seine Zellen, entsprechend der Fläche, die sie zu bekleiden haben, bald flach, bald kubisch, bald cylindrisch sind, so können wir von einer typischen Form der Keimepithelzellen des neugeborenen Kaninchens kaum reden. Wir finden unvermittelt flache Zellen neben cylindrischen, daneben alle Übergänge und unregelmäßige Formen.

Es erklärt sich dies leicht aus den intensiven Wachsthumsvorgängen, denen das Ovarium des neugeborenen Kaninchens unterworfen ist, wie das bei allen Organen des Neugeborenen der Fall ist. Dem entsprechend finden wir Mitosen in allen Theilen des Ovariums in großer Zahl. Hinter der Ausdehnung des ganzen Ovariums darf das Keimepithel nicht zurückbleiben. Wir werden desshalb Zelltheilungen erwarten, die eine Ausdehnung der Oberfläche des Keimepithels ermöglichen, das heißt Zelltheilungen, die in der Ebene der Epithelfläche erfolgen.

Und in der That, wir finden solche Zelltheilungen häufig, vom ersten Auftreten im Kern bis zur vollendeten Zelltheilung. Aber wohl eben so häufig finden wir Zelltheilungen, die senkrecht zur Oberfläche des Ovariums verlaufen in der Richtung nach innen (Fig. 1, 2). Was bezwecken diese?

Eine Flächenvergrößerung des Keimepithels in der Weise, dass es demselben möglich wird, dem stets wachsenden Ovarium eine kontinuirliche Bedeckung zu liefern, wird dadurch offenbar nicht bewirkt; im Gegentheil, es wird dem Inhalte des Ovariums eine neue Zelle zugefügt. — Nun, um zu wissen, was diese Zelltheilungen bezwecken, werden wir nachsehen müssen, zu welchem Resultate sie führen. Eine Zelltheilung senkrecht zur Ovarialoberfläche wird in erster Linie dazu führen, dass in der zuvor einzelligen Keimepithelschicht an einer Stelle zwei Zellen über einander liegen.

Solche Stellen finden wir häufig: zwei in Form und Größe völlig gleiche Zellen, deren Trennung hier und da noch nicht vollständig ist, liegen — die einschichtige Reihe des Keimepithels unterbrechend — in demselben, die eine dem bindegewebigen Ovarialstroma aufliegend, die andere an die freie Oberfläche grenzend (Fig. 3).

Von den anliegenden Keimepithelzellen unterscheiden sich die beiden, unter sich völlig gleichen Zellen höchstens durch geringere Größe und niedrigere Form. — Da aber, wie schon gesagt, die Keimepithelzellen beim neugeborenen Kaninchen überhaupt in Form und Größe sehr variiren, ist solch ein Unterschied nicht von Bedeutung, zumal sich beide Differenzen durch den stattgehabten Theilungsvorgang leicht erklären. Beide Zellen wachsen. d. h. wir finden Zellen, die sich von denjenigen, wie wir sie unmittelbar nach stattgehabter Theilung gesehen haben, nur durch Größenzunahme unterscheiden, und zwar finden wir alle Übergänge von der eben vollzogenen Theilung bis zur Größe der angrenzenden Keimepithelzellen (Fig. 4). Eigenthümlich ist dabei, dass das Wachsthum nicht, wie man wohl anzunehmen geneigt wäre, in der Richtung nach außen. wo man den geringsten Widerstand vermuthen muss, vor sich geht, sondern stets in der Richtung nach dem Ovarialinnern. — Eine einfache Erklärung für diesen Vorgang dürfte wohl die sein: während diese beiden Zellen wachsen, wächst das ganze Ovarium, und während diese beiden Zellen im Begriffe sind, über die Oberfläche hervorzuragen, rückt das ganze Keimepithel durch Wachsthum des Ovariums nach außen, so dass einseitiges Hervorragen nicht eintreten kann, wodurch der Schein erweckt wird, als ob die genannten beiden Zellen nach innen in das Ovarialstroma hineinwüchsen. — Bis hier scheint ein Unterschied zwischen den beiden Zellen nicht zu bestehen. Nun aber stellt sich eine Reihe anderer Bilder ein. Schritt für Schritt können wir verfolgen, wie die dem Stroma aufgelagerte Zelle die oberflächliche an Wachsthum überwiegt. Kern und Zellkörper nehmen gleichmäßig an Größe zu, das Zellgerüst tritt deutlicher hervor, der Zellkontour wird schärfer (Fig. 4, 5, 6). Dabei nimmt die Zelle eine länglich runde Form an; doch wird dieselbe vielfach noch von den anliegenden Zellen beeinflusst, indem an den Berührungsflächen mit jenen die Zellgrenzen abgeflacht werden. — Wodurch das überwiegende Wachsthum dieser Zelle über ihre Schwesterzelle bedingt wird, kann ich nicht beantworten.

Verfolgen wir die Zelle weiter, so zeigen uns eine Reihe von Bildern, wie dieselbe immer größer wird und die Struktur von Kern und Protoplasma immer deutlicher hervortritt, wir erhalten ein Bild, wie es Fig. 7 darstellt. — Wir sehen eine Zelle, die diejenigen des Keimepithels wohl um das Fünffache an Größe übertrifft. Dieselbe zeigt einen entsprechend großen ovalen Kern mit scharf kontourirter Kernmembran, einem feinfädigen Kernnetz, das in seinen Hauptzügen radiär zum glänzenden runden Kernkörperchen angeordnet ist und zahlreiche gröbere und feinere Chromatinkügelchen trägt.

Das feinkörnige Protoplasma zeigt eine netzförmige Anordnung, und hier und da stark lichtbrechende Körner, genau dieselbe Struktur wie ich sie im Dotter annähernd reifer, lebenswarm untersuchter Kanincheneier ohne Anwendung von Reagentien gesehen habe. Die Zellgrenzen sind membranartig scharf und hier und da durch anliegende Zellen abgeflacht.

Wir sehen eine Eizelle vor uns. Hierfür den Beweis zu erbringen, werden wir ihr weiteres Schicksal verfolgen müssen.

Doch vorerst noch einige andere Bilder: Fig. 8*a* stellt eine Zelle dar, die der eben beschriebenen in Form, Größe und Lage vollkommen ähnlich ist, doch der Kern zeigt eine deutliche Knäuelfigur.

Fig. 9 zeigt uns den Process weiter fortgeschritten und in Fig. 8*b* ist die Kerntheilung beendet und es scheint, als ob der Zellleib sich auch zu theilen beginne.

Wir haben also indirekte Zelltheilung in einer Zelle, die offenbar mit der oben beschriebenen und als Eizelle bezeichneten identisch ist, das heißt, wir haben für den Fall, dass es uns gelingt nachzuweisen, dass obige Zelle wirklich eine Eizelle ist, gezeigt, dass dieselbe in den ersten Stadien ihrer Entwicklung theilungsfähig ist. Ich bemerke hierzu, dass ich diesen Vorgang unter vielen Präparaten sehr selten gefunden habe.

Theilung von Eizellen ist schon lange von Pflüger (13)[1] am frischen Ei der Katze unterm Mikroskope direkt beobachtet worden. Er glaubt sogar, dass jedes wahre Ei aus Eimutterzellen »durch Sprossung, also durch einen echten Theilungsprocess« (p. 99) hervorgehe.

v. Kölliker (9) nimmt in seiner »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere« ebenfalls die Möglichkeit einer Theilung und Vermehrung der Primordialeier an. Er hat nicht selten Ureier mit zwei Kernen bei Menschen, Schwein und Rind gesehen und giebt hiervon Abbildungen in Fig. 589; andere Eier zeigten eine sehr innige Verbindung des beiderseitigen Protoplasma.

Klebs (6) nimmt ebenfalls die Möglichkeit von Theilung der Ureier an und v. Beneden (3) glaubt, dass das Ei im Follikel noch theilungsfähig sei, während er vom Ei in den Eifächern das nicht beobachtet hat.

---

[1] Die den Autornamen beigesetzten Ziffern verweisen auf die Nummern im Litteraturverzeichnis.

Balfour (2) hat sich in dieser Beziehung an **Pflüger** angeschlossen.

Bischof (4) hat die Möglichkeit einer Theilung von Eiern bestritten, und **Waldeyer** (18) hat niemals Theilungsvorgänge und Eier mit zwei Kernen gesehen.

Nagel (11), dem ich bei diesen Ausführungen zum Theil gefolgt bin, hat nur zweimal zwei Keimbläschen in einem Ei gefunden und ist der Ansicht, dass dies, eben so wenig wie die von v. **Kölliker** beobachteten Eier mit zwei Kernen, auf einen Theilungsvorgang hinweise. »Ich habe überhaupt keine Bilder in meinen Präparaten — wenigstens beim Menschen — finden können, die auf eine Vermehrung der Primordialeier durch Theilung hindeuten. Ist einmal die Keimepithelzelle zur Eizelle geworden, dann ist das Ziel erreicht«, sagt er p. 374.

Ich habe nach der oben gegebenen Darstellung an Zellen, von denen ich nachweisen werde, dass es Ureier sind, die Vorgänge, wie sie sich im Kern bei der indirekten Zelltheilung abspielen, direkt gesehen und einmal eine Andeutung von Trennung des Zellleibes.

Ich kann nicht annehmen, dass diese Vorgänge, die sonst überall eine Theilung der Zelle bedeuten, beim Urei stets auf der Stufe stehen bleiben, wo das Ei zwei Kerne erhalten hat, und nehme daher die Möglichkeit einer Theilung der Eizelle, die ja in diesem Stadium von der Epithelzelle noch nicht in hohem Maße differenzirt ist, an, wenn ich auch bei der Seltenheit, mit der ich dies beobachtet habe, es nicht als Regel aufstellen kann.

Doch kommen wir auf die weitere Entwicklung der Eizelle zurück. Unzweifelhaft ein Ei würden wir vor uns haben, wenn wir eine Zelle von der in Fig. 7 geschilderten Struktur in einem typischen Follikel finden würden, das heißt rings umgeben von einer Lage epithelialer Zellen, wozu als weniger wesentlicher Bestandtheil eine Hülle von cirkulär verlaufendem Bindegewebe sich gesellen würde.

Die beschriebene Zelle ist zwar auf drei Seiten von den Zellen des Keimepithels, die ihr direkt aufliegen, umgeben, aber die dritte Seite grenzt an das bindegewebige Ovarialstroma, so dass von Follikel nicht die Rede sein kann, abgesehen davon, dass wir Keimepithelzellen und Follikelepithel durchaus nicht ohne Weiteres identificiren dürfen.

Waldeyer (18) hat schon 1870 im Keimepithel beim Menschen Zellen beschrieben, die sich durch bedeutendere Größe gegenüber den Keimepithelzellen und durch ihre weitere Entwicklung als primitive Eier dokumentiren. Leider beschreibt er ihr erstes Auftreten und ihre weitere Entwicklung nicht genauer. Doch giebt er in den Fig. 11 und 13 Abbildungen von solchen, die mit meinen Bildern leicht in Einklang zu bringen sind. — Bei Fig. 11 ist leider auf der einen Seite das Epithel defekt und Fig. 13 scheint mir etwas schematisch gehalten. — Über diesen Befund schreibt er p. 24 weiter:

»Offenbar sind, wie mir scheint, diese Bildungen nicht mehr dazu bestimmt, zu reifen Eiern ausgebildet zu werden, denn ich kann, obgleich Pflüger Kontraktionen an seinen Ureiern nachgewiesen hat, nicht annehmen, dass diese Eier in die offenen Mündungen der Schläuche hineinwanderten, dass also die eigentliche Eibildungsstätte in das Oberflächenepithel zu verlegen sei. Diese liegt vielmehr in den Theilen des Epithels, welche durch das gegenseitige Ineinanderwachsen der beiden Bestandtheile vom vascularisirten Stroma umfasst und bereits in früheren Stadien in das letztere eingebettet sind.«

Wenn also auch nicht direkt, leitet er doch die Eibildung vom Keimepithel ab und glaubt, dass jede Zelle des Keimepithels zur Eizelle reifen kann.

Hubert Ludwig (10) beschreibt speciell bei Rochen und Hai, wie sich im Keimepithel größere Zellen als Eizellen dokumentiren, sich in das Stroma einsenken und vom Ovarialepithel aus mit einer einschichtigen Zellhülle versehen werden und wie endlich die ganze Anlage vom Epithel sich ablösend zum Follikel wird.

Nachdem früher schon Balbiani (1) (beim jungen Hund) auf Ureier aufmerksam gemacht hat, die im Keimepithel liegend von Keimepithelzellen umhüllt werden, beschreibt Harz (5) beim Meerschweinchen Ähnliches: Ureier im Keimepithel, die theils frei an die Oberfläche ragen, theils von kleinen Zellen bedeckt werden. Niemals fand er eine Epithelbedeckung auf die dem Ovarium zugewandte Seite sich erstrecken. Er ist der Ansicht, dass die Epithelbedeckung an der Oberfläche sekundär entstanden sei.

Ähnliches beschreibt Romiti (14) und andere Forscher.

Ich könnte also das, was ich als Eizelle im Keimepithel bezeichne, ohne Weiteres mit dem, was jene beschrieben haben, als identisch erklären und damit den Beweis für erbracht halten, dass die beschriebenen Zellen Eizellen sind. Da derselbe mit voller Sicherheit aber dann erbracht ist, wenn sich zu der Eizelle ein Follikel gesellt hat, werde ich diese Zelle bis zum Follikel verfolgen, und das um so mehr, als ich auf diesem Wege einige Abweichungen von den oben genannten Forschern gefunden habe.

Wenn von den beiden, über einander im Keimepithel liegenden Zellen die eine, die dem Stroma aufliegt, zur Eizelle auswächst, so muss sie sich für ihr Wachsthum Raum schaffen, und das geschieht in erster Linie dadurch, dass sie die ihr anliegenden Zellen, darunter auch ihre Schwesterzelle abflacht, wodurch dieselben gezwungen werden, sich ihr schalenförmig anzulegen. Doch wird bei so wucherungsfähigen Zellen, wie die Zellen eines neugeborenen Organismus sind, die Abflachung und Dehnung nicht einen bedeutenden Grad erreichen können, vielmehr werden dieselben durch Zellwucherung der Ausdehnung der von ihnen umschlossenen Zelle (ich setze einstweilen als bewiesen voraus, dass diese eine Eizelle ist) nachkommen.

Ich finde Mitosen, welche einen solchen Zweck zu verfolgen scheinen. Die Wucherung der das Ei umgebenden Keimepithelzellen kann aber das Wachsthum des Eies überwiegen, so dass letzteres nahezu oder ganz von ersteren umwachsen wird (Fig. 9).

Oft sehe ich ein Verhalten, wie Fig. 10 es darstellt. Die Eizelle wird nicht mehr nur durch eine Lage flacher Zellen, die bei ungenauer Beobachtung oft Lücken zeigt, von der Eierstocksoberfläche getrennt; die Zellen haben eine höhere Form angenommen. Dadurch rückt das Ei mehr in die Tiefe des Eierstockgewebes, wohin es von anliegenden Epithelzellen begleitet wird.

Ich glaube, entgegen Harz, dass weniger durch das Wachsthum der Epithelzellen das Ei in das Stroma gedrängt wird, als dass vielmehr durch die Ausdehnung des Eierstockes im Ganzen das Keimepithel nach außen verschoben wird. Dadurch können die Zellen desselben auch wieder allmählich aus der abgeflachten Form in die gewöhnliche höhere übergehen. Hat das Keimepithel einmal über dem tiefer gerückten Ei seine frühere Beschaffenheit wieder angenommen, so ist es nicht wunderbar, wenn dasselbe den geschilderten Process der Eibildung wiederholt, das heißt, wenn wieder durch Zelltheilung im Keimepithel zwei über einander liegende Zellen auftreten, die tiefer liegende Zelle wieder wächst, um allmählich der zuerst gebildeten in die Tiefe des Stromas zu folgen.

Ist dies geschehen, so wird der Vorgang wohl leicht des öftern stattfinden können. Und wirklich ist dies so häufig, dass dadurch nicht wenig dazu beigetragen wird, das Bild des Ovariums des neugeborenen Kaninchens zu kompliciren. Es braucht durchaus nicht immer das zur Tiefe gerückte Ei mit den anliegenden Epithelzellen durch Bindegewebe von neu entstehenden getrennt zu werden; das Gegentheil ist die Regel. Auch braucht das Ei durchaus keine vollständige Epithelumhüllung, so dass das neu entstehende Ei dem früher gebildeten direkt anliegt. Geht der Process von einer isolirten Stelle des Keimepithels aus, so erhalten wir einen Strang von Eiern untermischt mit Epithelzellen, der sich in das Stroma einsenkt (Fig. 11). Bedenkt man nun, dass ein großer Theil der Keimepithellage in der Eibildung begriffen ist, so wird es regelmäßig vorkommen, dass benachbarte Zellen zugleich mit der Eibildung beginnen. Daraus entstehen Bilder, wie sie in einfachster Form in Fig. 12 dargestellt sind. Selten tritt dieser Vorgang in so einfacher Form auf, und so kommt es, dass man vom Keimepithel aus Haufen von Eizellen, mit Keimepithelzellen untermischt, in das Stroma, wenn ich mich so ausdrücken darf, hineinwuchern sieht (Fig. 13). Solcher Einwanderung gegenüber (ich bleibe bei dem Bilde, weil es die Vorstellung erleichtert, trotzdem ich es nach dem oben Gesagten nicht ganz für zutreffend halte) kann das bindegewebige Stroma nicht indifferent bleiben. Durch die Haufen von Eiern und Epithelzellen wird seinem Wachsthum, das sich in zahlreichen Mitosen bekundet, eine bestimmte Bahn angewiesen. Es wird sich enger um die Haufen legen, und dadurch eine Art cirkulärer Struktur annehmend eine bindegewebige Hülle um dieselbe bilden. Es wird sich zwischen die verschiedenen Haufen eindrängen und so ein Gewebe schaffen, das aus Inseln von Eiern und Epithelzellen besteht, die durch Bindegewebe von einander getrennt sind: dasjenige Gewebe, das den größten Theil des Ovariums des neugeborenen Kaninchens bildet.

Fig. 13 stellt einen solchen Haufen im Entstehen dar; noch hängt er mit dem Keimepithel zusammen und neue Eier und Epithelzellen können sich von dorther ihm anfügen, während auf der anderen Seite die Umschließung durch Bindegewebe begonnen hat. — Hört nun an dieser Stelle die Eiproduktion und damit die Anfügung neuer Epithelzellen auf, während das Ovarium weiter wächst, so wird das wuchernde Bindegewebe sich zwischen den Eihaufen und das von demselben sich abhebende Keimepithel einschieben und den Eihaufen ganz umschließen. — Letzterer kommt mit anderen bei fortschreitendem Wachsthum des Ovariums in die Tiefe des Stromas zu liegen, so dass Bilder entstehen, wie Fig. 14 es darstellt, ein Gewebe von alveolärem Bau. In den Maschen dieses Gewebes finden sich außer Epithelzellen die Eizellen von Fig. 7 in großer Zahl.

Nicht ganz selten sieht man einen vom Keimepithel fast abgetrennten Eihaufen noch durch wenige Epithelzellen mit dem Keimepithel zusammenhängen, das an dieser Stelle eine leichte Vertiefung zeigt. Der Vorgang ist meiner Ansicht nach unschwer zu erklären. Das Keimepithel hängt an dieser Stelle mit dem Eihaufen, der aus ihm hervorgegangen, inniger zusammen, wie denn überhaupt Manches dafür spricht, dass der Zusammenhang der Epithelzellen unter einander ein ziemlich fester ist.

Während nun das Ovarium wächst, und damit das Keimepithel nach außen rückt, kann die genannte Stelle, festgehalten durch den Eihaufen, der passiv an seiner Stelle liegen bleibt, nicht eben so schnell folgen. Wenn sich diese Einsenkung vertieft, ist zur Bildung eines offenen Schlauches kein großer Schritt mehr. Doch habe ich beim neugeborenen Kaninchen dergleichen nie gesehen. Es scheint die Lösung des Epithels vom Eihaufen nicht lange auf sich warten zu lassen; denn ich sehe, wie gesagt, die Einsenkungen nie tief, und verhältnismäßig zur Zahl der Eihaufen, die das Ovarium erfüllen, recht selten. — Die meisten Eihaufen haben jede epitheliale Verbindung mit dem Keimepithel verloren, wie ich mich an vielen Serienschnitten überzeugt habe.

Zuweilen sehen wir noch von der bindegewebigen Hülle eines oberflächlich gelegenen Eihaufens Bindegewebszüge nach dem Keimepithel gehen; begreiflich, da dies die Richtung ist, in der das Wachsthum des Eierstockes vor sich geht.

Eine bestimmte Anordnung der Eier und Epithelzellen in den Eihaufen habe ich nicht wahrnehmen können.

Man ersieht aus dieser Schilderung, dass ich die Ansicht WALDEYER's, dass Eizellen, welche sich im Keimepithel gebildet haben, nicht berufen sind, wahre Eier zu werden, nicht theile.

Das Argument, das er für diese Ansicht bringt, dass es nämlich solchen Eiern nicht gelinge, in die offenen Mündungen der PFLÜGER'schen Schläuche einzuwandern, kann ich nicht als beweisend annehmen, nachdem ich gesehen habe, dass solche im Keimepithel entstandene Eier auf die einfachste Weise dem Ovarialinneren einverleibt werden.

Im Übrigen ist meine Anschauung von denen WALDEYER's nicht so verschieden, wie das auf den ersten Blick scheinen mag.

WALDEYER (18) nimmt an, dass die Eier in Theilen des Epithels gebildet werden, das zuvor durch kombinirtes Wachsthum von Epithel und Bindegewebe im Stroma eingebettet wurde. Ich habe gesehen, dass die Aufnahme von Keimepithel in das Stroma Hand in Hand geht mit der Einlagerung der im Keimepithel gebildeten Eier in das Ovarialinnere. Die dadurch entstehenden als Eihaufen beschriebenen Gebilde sind so übereinstimmend mit der Beschreibung, die WALDEYER von seinen »Eiballen« giebt, dass ich nicht anstehe, dieselben für identisch anzusehen und seinen Namen »Eiballen« dafür von nun an anwenden werde, um so mehr, da nach WALDEYER die meisten Autoren diesen Namen angenommen haben.

Die Möglichkeit, dass in diesen Eiballen die mit den Eiern eingedrungenen Epithelzellen theilweise auch nachträglich zu Eiern auswachsen können, gebe ich gern zu. Sichere Beobachtungen darüber kann ich nicht beibringen, doch legen in Fig. 13 die Zellen (*a*, *a*) die Vermuthung nahe, dass dies geschehen kann. Ob es sich aber in solchen Fällen nicht stets um Zellen handelt, die schon bei ihrer Loslösung vom

Keimepithel die Bestimmung, Eier zu werden, in sich tragen, jedoch aus irgend welchem Grund in ihrem Wachsthum verzögert werden, dürfte schwer zu entscheiden sein.

Ich kann demnach Harz (5) nicht Recht geben, wenn er die Einwanderung von unveränderten Keimepithelzellen mit den Eiern in die Eiballen in Abrede stellt.

Auch sprechen meine Beobachtungen dagegen, dass die Bedeckung des Eies nach außen hin durch Keimepithelzellen sekundär ist, indem regelmäßig die Zelle, die sich zur Eizelle ausbildet, durch den beschriebenen Zelltheilungsvorgang unter die Keimepithelflächen gelagert wird.

Dass auch ohne Eintreten dieses Vorganges eine Keimepithelzelle zur Eizelle sich ausbildet, habe ich nicht beobachtet. — Ich habe stets, wo mir die Epithelbedeckung einer werdenden Eizelle nach außen zu fehlen schien, mich bei genauerer Beobachtung und bei Verfolgung der Serie überzeugt, dass ich die sehr abgeflachten Epithelzellen übersehen hatte. Beweise gegen die Möglichkeit, dass es vorkommen kann, habe ich nicht; doch hüte man sich bei Verschiedenheit der Größe unter den Epithelzellen jede Zelle, die ihre Nachbarn etwas übertrifft, für eine Eizelle zu halten. Ich habe gesehen, dass Zellen, die unmittelbar vor einer Theilung stehen, größer sind als gewöhnlich, was leicht einzusehen ist. Man weiß auch, wie leicht sich bei sorgfältigster Behandlung Epithelzellen von ihrer Unterlage lösen. Theoretisch ist meine Anschauung leicht verständlich: Das Keimepithel dient einem doppelten Zweck, der Bedeckung des Eierstockes nach außen und der Eibildung. Die Zelle, die sich zum Ei ausbildet, geht für die Bedeckung des Eierstockes verloren, muss also früher oder später ersetzt werden; und das bewerkstelligt sich am einfachsten, wenn sie nie in die Lage kam diese Funktion zu übernehmen, das heißt durch den beschriebenen Vorgang der Zelltheilung schon bei ihrer ersten Entwicklung von der Eierstocksoberfläche getrennt wird.

Pflüger (13) hat als Stätten, wo die ersten Eier auftreten, Schläuche gefunden, die mit Epithel ausgekleidet waren und in ihrem Lumen Eier enthielten, die durch Theilung von Eimutterzellen sich bilden. Letztere bilden sich in den blinden Enden der Schläuche auf eine ihm unbekannte Weise; er giebt der Vermuthung Raum, als ob in dem spärlichen Protoplasma am Ende der Schläuche neue Keimbläschen und dadurch neue Ureier durch freie Zellbildung entstehen könnten.

Pflüger hat seine Anschauungen vom Kalb und von der Katze gewonnen und auch Hund und Mensch berücksichtigt, macht aber keine Angaben vom Kaninchen, so dass eine direkte Vergleichung mit seinen Resultaten mir nicht möglich ist.

Fig. 11 erinnert an eine Schlauchbildung, doch fehlt die regelmäßige Epithelauskleidung und habe ich oben gezeigt, wie die Bildung dieses Eistranges in anderer Weise zu erklären ist.

v. **Kölliker** (7) beschreibt in seinem »Handbuch der Gewebelehre des Menschen« vom Jahre 1867, dass die ersten Eier in Drüsensträngen gefunden werden, die das Ovarium durchsetzend vielfach mit einander anastomosirend von der Oberfläche des Ovariums gegen das Innere zu in fortschreitender Entwicklung begriffen sind. Ein Epithel, Vorläufer des Follikelepithels, kleidet die Wandungen der Schläuche aus. Nach der Zeichnung, die er Fig. 395 *B 1* davon giebt, sind dieselben nur in der gegenseitigen Lagerung von Epithel und Eiern etwas verschieden von meinen Eiballen, indem ich eine typische Lagerung derselben beim Kaninchen nicht gesehen habe. — In der zweiten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (9) hat er sich der Ansicht **Waldeyer**'s angeschlossen, dass die Eier Abkömmlinge des Keimepithels seien. Auf seine Beschreibung von der Entstehung des Follikelepithels werde ich später zurückkommen.

Die Zerlegung der Eiballen in Follikel ist so oft beschrieben worden, dass ich mich hierin kurz fassen kann. Zahlreiche Mitosen im Eiballen beweisen, dass derselbe in Wucherung ist, und zwar finden wir nachweislich Zelltheilungen an Epithelzellen, die eine Vermehrung derselben bewirken. Ob auch an Eizellen in den Eiballen Vermehrung stattfindet, habe ich nicht beobachten können.

Doch auch das Bindegewebe bleibt nicht müßig, wofür wieder zahlreiche Mitosen sprechen. Feine Bindegewebszüge mit der Umhüllung der Eiballen zusammenhängend treten in denselben auf und zerlegen denselben in kleinere Gruppen (Fig. 15). Wie überall so ist auch hier das Bindegewebe der Träger der Blutgefäße, die vom Hilus her in starke Bindegewebszüge gebettet, in das Ovarium eintreten.

Sie folgen den fächerartigen Ausbreitungen dieser Züge, folgen ihnen, wenn sie sich auflösend die Eiballen umscheiden und dringen mit ihnen in dieselben ein. — Damit ist denn wohl auch die Erklärung gegeben, warum die Eiballen durch Bindegewebe successive in kleinere Gruppen zerlegt werden. Es wird dadurch die Ernährung der Zellen des Eiballens, die durch dessen Wachsthum erschwert würde, erleichtert. Die Zerlegung der Eiballen ist am weitesten fortgeschritten im Centrum des Eierstockes; denn die Bindegewebszüge treten vom Hilus her in größerer Stärke in das Centrum ein, während von der Peripherie das Keimepithel neue Eiballen anfügt.

Diese Ordnung der Eihaufen in kleinere Gruppen durch das Bindegewebe kann wiederum auf die Lagerung der Zellen in demselben nicht ohne Einfluss bleiben. Die zuvor dicht liegenden Eizellen werden aus einander gedrängt, und die Epithelzellen werden sich durch das einwachsende Bindegewebe zwischen dasselbe und die Eier eingeschoben sehen, ein Vorgang, der im Beginn in Fig. 15 dargestellt ist. Fig. 16 zeigt uns einen Theil eines Eiballens, wo das Bindegewebe ein Ei mit den anliegenden Epithelzellen zum größten Theil umwachsen hat.

Wird durch eingeschobenes Bindegewebe auch noch die letzte Verbindung des Eies mit dem Eihaufen gelöst, so erhalten wir ein Bild, wie Fig. 17 es bietet, ein Ei, ganz ähnlich dem in Fig. 7, nur um ein wenig größer, umgeben von flachen Zellen, die, wie wir gesehen haben, nichts Anderes sind als die Epithelzellen der Eiballen, rings umschlossen von einer Bindegewebshülle: einem Follikel.

Weiter entwickelte Follikel, als den beschriebenen, habe ich beim neugeborenen Kaninchen, wo auch die Zerlegung der Eiballen noch selten bis auf diese Stufe fortgeschritten ist, nicht gefunden.

Doch finden sich solche beim sechs Wochen alten Kaninchen zahlreich. Auch bei diesem finden wir hier und da noch Mitosen im Keimepithel, die senkrecht zur Oberfläche desselben verlaufen; wir finden die daraus entstehenden Zellen und ihre Entwicklung zum Urei (Fig. 18), indessen sehr viel seltener als beim neugeborenen Kaninchen.

Darin, dass hier der Eibildungsprocess weniger intensiv verläuft als beim neugeborenen Kaninchen, mag wohl auch die Ursache liegen, dass das werdende Ei vom Keimepithel eine viel vollständigere Bedeckung erhält, als es beim neugeborenen Kaninchen der Fall zu sein pflegt. Man denke sich in Fig. 18 das Keimepithel durch Bindegewebe vom Ei mit den anliegenden Keimepithelzellen getrennt, so haben wir den vollendeten Follikel vor uns (Fig. 19).

Doch scheint es, dass diese Eizellen selten mehr ihre Bestimmung erreichen, indem sie statt zu Eiern zu werden, mehrkernig werden oder sich theilen, um dann als Zellgruppen dem Stroma beigefügt zu werden, wo sie weiter keine Bedeutung erlangen. Beim neugeborenen Kaninchen habe ich dergleichen nie beobachtet.

Vom Keimepithel aus gehen hier und da kurze, oft horizontal umbiegende offene Schläuche in die Tiefe; ich habe, wie Waldeyer (18), dieselben auch an erwachsenen Kaninchen beobachtet. Ähnliche Gebilde beschreibt Romiti (14) von neugeborenen Thieren. Waldeyer zieht daraus den Schluss, dass auch im späteren Leben von diesen Schläuchen Eier gebildet werden könnten. Ich habe nie Eier in ihnen gefunden, und an vielen Serienschnitten nie Verbindung derselben mit Follikeln und äußerst selten mit Eiballen gesehen; auch habe ich sie beim neugeborenen Kaninchen, wo doch intensive Eibildung zu sehen ist, stets vermisst, so dass ich ihnen keine Bedeutung für die Eibildung beimessen kann. Möglich, dass dieselben mit den beim neugeborenen Kaninchen im Keimepithel beschriebenen Einsenkungen in Zusammenhang zu bringen sind; doch fehlen mir dafür bestimmte Anhaltspunkte (vgl. p. 321).

In Fig. 20 vom sechswöchentlichen Kaninchen finden wir den Eiballen des neugeborenen Kaninchens wieder. Der obere Theil ist wenig verändert; die Eizellen sind größer, die Epithelzellen zahlreicher geworden, die Zerlegung durch Bindegewebe hat Fortschritte gemacht. Alle drei Momente zusammen mögen eine Ordnung der Epithelzellen um die Eier bedingt haben.

Durch das Wachsthum der Eier werden sie ausgedehnt und abgeflacht; sistirt das Wachsthum der Eier, so können sie mit ihrem Zahlreicherwerden höhere Formen annehmen und mehrschichtig werden. So finden wir denn in diesem Follikel neben einem kleinen Ei ohne bestimmte Epithelhülle mehrere größere mit einschichtigem flachen Epithel und eines mit höherem Epithel. Unter dem letzteren, kaum durch Bindegewebe von ihm getrennt, liegt ein noch größeres Ei in doppelter Epithelschicht. Dass das letztere ein typischer Follikel ist, wird Niemand bezweifeln. So habe ich denn das Ei von der ersten Zelltheilung im Keimepithel bis zum fertigen Follikel auf allen seinen Wegen verfolgt.

Es bleibt mir noch übrig, Stellung zu nehmen zu der Frage, welcher Abstammung das Follikelepithel sei.

Es stehen sich hier hauptsächlich drei Anschauungen gegenüber, wenn man nicht die Ansicht Pflüger's, dass die Follikelepithelzelle vom Epithel der Eischläuche entsteht, als vierte Ansicht gelten lassen will. Doch hält er deren Herkunft aus dem Epithel des Ovariums nach seinen Beschreibungen für wahrscheinlich.

Waldeyer leitet bestimmt das Follikelepithel vom Keimepithel ab, das in die Eiballen aufgenommen wurde, ohne sich zu Eiern auszubilden.

H. Ludwig (10) hat für die Knorpelfische gezeigt, wie sich das Follikelepithel direkt aus dem Keimepithel bildet. Neben Romiti (14) und Anderen ist auch Nagel (11) für diese Ansicht eingetreten und hat für deren Richtigkeit beim Menschen Beweise erbracht, und in jüngster Zeit ist auch Schottländer (17) bei seinen Untersuchungen zu der gleichen Ansicht gekommen.

Letzterer unterscheidet verschiedene Formen der Follikelbildung; doch ist mir beim Kaninchen, wie ich weiter unten ausführen werde, dieser Process als im Princip durchaus einheitlich erschienen.

Auf Grund meiner Beobachtungen schließe ich mich, was die

Herkunft des Follikelepithels betrifft, dieser Ansicht Waldeyer's an, nehme also eine Entstehung des Follikelepithels beim Kaninchen aus Keimepithel an.

Doch will es mich nicht befriedigen, wenn als Beweis für die Abstammung des Follikelepithels vom Keimepithel angeführt wird, dass sich von Follikeln aus hier und da Epithelfortsätze nach der Gegend der Oberfläche hin erstrecken, von denen es manchmal scheint, dass sie mit dem Keimepithel zusammenhängen. Mein Grund ist der: Ich habe beim Kaninchen, so genau und so oft ich das Eindringen von unveränderten Zellen des Keimepithels in die Eiballen gesehen habe, nicht gefunden, dass Epithelzellen irgend anderer Herkunft weder mit den werdenden Eiern, noch mit den Eiballen, noch mit den sich abschnürenden Follikeln in Verbindung treten. Da aber, wie wir gesehen haben, das Follikelepithel beim Kaninchen aus den unveränderten Epithelzellen in den Eiballen hervorgeht, so muss ich dasselbe auf die in die Eiballen eindringenden unveränderten Epithelzellen zurückführen. Ich thue das um so mehr, weil die Bilder Fig. 19 und 20 vom sechswöchentlichen Kaninchen als direkte Follikelbildung aus Keimepithel erscheinen, ein Vorgang, wie er analog von Hubert Ludwig (10) für die Knochenfische nachgewiesen worden ist.

Dem gegenüber steht die von Harz (5) vertretene Anschauung, dass das Follikelepithel Produkt des Eies sei. Beim Kaninchen, wo mit den Eiern unveränderte Zellen des Keimepithels in die Eiballen dringen, fällt der Beweis für seine Ansicht, dass nämlich die Eier nackt in das Stroma eingebettet würden, dahin.

Die dritte Ansicht ist durch v. Kölliker (9) aufgestellt worden. Er beschreibt in seiner »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere« 1879 in Ausführung einer 1874 erlassenen Publikation (8) von ein bis zwei Tage alten Hündinnen, wie die Ureier, ohne irgend welche Bestandtheile zwischen denselben in der Rindenzone des Eierstockes in Nestern liegen, einfach umhüllt vom Stroma Ovarii: »Im Inneren des Eierstockes dagegen zeigen sich eine große Anzahl meist leicht geschlängelter, hier und da sich theilender Zellstränge vom mittleren Durchmesser von 20—30 μ und aus rundlichen Zellen zusammengesetzt, ohne Lumen, welche allerwärts von der Gegend des Mesovariums gegen die Rinde verlaufen. Außer diesen »Marksträngen« enthält aber das Innere ziemlich in der Mitte, aber dem Mesovarium näher als der Oberfläche, einen Haufen wirklicher mit Lumina versehener Kanäle mit mehr cylindrischem Epithel, von denen in manchen Schnitten sicher nachweisbar ist, dass sie mit den Marksträngen zusammenhängen, welche wie Sprossen der Kanäle erscheinen.«

Diese Kanäle und damit die Markstränge führt er auf den Wolffschen Körper zurück. Die Markstränge hat er mit den Nestern von Ureiern in Verbindung gefunden und gesehen, wie ihre Zellen um die Ureier Umhüllungen bildeten. Daraus folgert er, dass die Membrana granulosa der Follikel von den Marksträngen und damit vom Urnierenepithel herzuleiten sei.

Solche Markstränge sind unter Anderen auch von Waldeyer (18) gesehen worden. Auch er hält sie für Theile der Urniere, sieht sie aber für die Entstehung des Follikelepithels für bedeutungslos an.

Rouget (15) hat bei neugeborenen Katzen, Hunden und Hasen die von v. Kölliker beschriebenen Markstränge ebenfalls beobachtet und schließt sich in ihrer Deutung v. Kölliker an.

In schöner Weise ausgebildet habe ich diese Markstränge im Ovarium eines Fuchses im Alter von etwa zwei Monaten gefunden. Das Ovarium, das etwa 10 mm Länge und 2—2,5 mm Breite misst, besteht wie Fig. 21 — ein Schnitt senkrecht zur Längsachse des Ovariums — zeigt, aus einer Markschicht, die am Hilus breit in das angrenzende Bindegewebe übergeht, und der dieselbe im Halbkreis umgebenden Rindenschicht. Letztere ist die Zone der Ei- und Follikelbildung. Wir finden darin zahlreiche Eier von verschiedener Größe, die theils im Eiballen untermischt mit Epithelzellen liegen, wie dies in analoger Weise beim jungen Kaninchen der Fall ist, theils in ausgebildeten Follikeln. Nirgends habe ich indessen schon Follikel mit mehrschichtigem Epithel oder Liquorbildung gesehen. Das Keimepithel, welches aus einer Lage von Zellen besteht, die um wenig höher als breit sind, ist von der Zone der Eiballen und Follikel zum großen Theil schon durch eine Bindegewebsschicht, eine Albuginea getrennt.

Doch lässt sich, wie in Fig. 22, nicht selten ein direkter Zusammenhang zwischen Keimepithel und Epithel der werdenden Follikel konstatiren, ähnlich wie wir dies beim Kaninchen gesehen haben. Auch schlauchförmige Einsenkungen des Keimepithels finden sich. Doch wenn ich auch, wie beim Kaninchen, hier und da einen Zusammenhang mit Eiballen gesehen habe, so sah ich hier wie dort niemals Eier in deren Lumen.

Die Grundlage der Markschicht wird gebildet durch ein ziemlich lockeres Bindegewebe, das gegen die Rindenschicht und in der Umgebung der Gefäße, die reichlich vom Hilus her in das Ovarium eindringen, etwas dichter wird.

Durch die Mitte der Hilusgegend, parallel der Längsachse des Ovariums, zieht sich ein runder Strang derben Bindegewebes, das in seinen Hauptzügen cirkulär angeordnet, doch nicht immer scharf gegen das umgebende Bindegewebe abgegrenzt ist. Die spärlichen Kerne sind meist langgestreckt und wie die Bindegewebskerne überhaupt bei meinen Präparaten durch Boraxkarmin in der Regel etwas dunkler gefärbt als die Epithelkerne. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen (vgl. Fig. 23). Vereinzelt finde ich glatte Muskelzellen. Dieser Bindegewebsstrang umschließt an dem dem Uterus genäherten Ende ein oder mehrere Kanäle, die von einer Schicht epithelialer Zellen ausgekleidet sind und offene Lumina zeigen. Gegen das andere Ende des Ovariums, etwas über die Mitte hinaus, verlieren die Kanäle ihr Lumen und gehen in solide Zellstränge über. Kanäle wie Zellstränge lassen sich in der Länge des Bindegewebsstranges verschieden weit verfolgen, und stehen unter einander, wie sich aus der Verfolgung von Serien ergiebt, in kontinuirlichem Zusammenhang. Die Zellen der Kanäle wie der Zellstränge bestehen übereinstimmend aus ziemlich großen Zellen mit deutlich gekörntem Protoplasma und ovalen Kernen, die sich in Struktur, Größe und Färbung verhalten wie die Zellen des Keim- und Follikelepithels. Die Abgrenzung der Zellen gegen einander ist undeutlich. Vom Kanallumen und dem umgebenden Bindegewebe sind sie vollkommen scharf getrennt (Fig. 23). — Das ganze Gebilde will ich Grundstrang nennen.

Von dieser Anlage als Centrum aus verlaufen in ihrer Hauptrichtung radiär angeordnete Züge von Zellen nach allen Richtungen in das Stroma der Markschicht. Wenig entwickelt gegen das Mesovarium hin, zeigen sie nach der Rindenschicht eine mächtige Ausbildung. Die Markschicht durchsetzend verlaufen sie vielfach geschlängelt und sich verzweigend bis in die Eiballen- und Follikelzone. Wo sie quer oder nicht allzu schief zu ihrer Längsachse getroffen sind, zeigen sie gegen das umgebende Bindegewebe eine vollkommen scharfe Grenze, ähnlich einer Membrana propria. Nirgends zeigen sie Lumina.

Bei Verfolgung von Serien lässt sich zwischen den einzelnen Zügen ein Zusammenhang konstatiren, der den Charakter einer radiären Verzweigung trägt. Offenbar sind diese Gebilde identisch mit dem, was viele Autoren nach v. Kölliker als Markstränge des Ovariums beschrieben haben. Ihre Zellen sind den Epithelzellen des Grundstranges durchaus ähnlich, und häufig gehen Ausläufer der Epithelkanäle oder Stränge des letzteren direkt in die Markstränge über (Fig. 21, 23). Es sind letztere also als zu derselben Anlage gehörend zu betrachten.

In der Rindenschicht angelangt zerspalten sich die Markstränge und verlieren, wohl weil sie in den senkrecht zur Längsachse des Ovariums geführten Schnitten mehr horizontal verlaufen, ihre scharfe Umgrenzung großentheils, so dass sie sich in dem zellreicheren Gewebe der Eiballen und Follikelzone nur schwer mehr verfolgen lassen. Sie durchsetzen dieselbe zwischen den Follikeln und Eiballen im Stromagewebe liegend, ohne indess bis zur Albuginea zu gelangen. Nirgends treten sie mit Keimepithel in Verbindung. Doch sieht man sie oft genug in das Innere der Eiballen eindringen, ein Vorgang, der in Fig. 24 dargestellt ist. Die Zellen *m m* dokumentiren sich durch ihr ganzes Aussehen, vor Allem aber dadurch, dass ich an den folgenden Serienschnitten ihre ununterbrochene Verbindung mit den typischen Marksträngen *M M* mit Sicherheit habe nachweisen können als Markstrangzellen. Sie stehen in direktem Kontakt mit den Zellen *f f*, die die Eier *e e* umgeben, also als Follikelepithelzellen anzusehen sind, nur durch die kaum erkennbaren Zellgrenzen von ihnen geschieden. Ein scharfer Unterschied zwischen den Markstrangzellen und den anliegenden Follikelepithelzellen existirt nicht, eben so wenig wie zwischen den Follikelepithel- und Keimepithelzellen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass sich die Follikelepithelzellen Eiern anlegen, die anderen nicht.

Stellenweise sieht man gegen die Mitte des Ovariums hin, wie ein radiär nach innen verlaufender Strang von Eiern direkt auf einen ihm entgegenwachsenden Markstrang stößt, wobei der Anschein erweckt wird, als ob ersterer in letzteren aufgenommen würde. Solche Eistränge verlaufen in größerer Zahl am uterinen Ende des Ovariums von der Gegend der Peripherie nach der Hilusgegend und zugleich, schräg zur Längsachse des Ovariums, nach dem uterinen Ende hin. Sie sind, auch wo sie nicht auf Markstränge stoßen, stets mit Epithelzellen untermischt, ohne indessen das Bild eines Schlauches zu bieten (vgl. p. 320).

Follikel mit ausgebildetem, hohem Epithel stehen weder mit dem Keimepithel, noch mit den Marksträngen in Verbindung.

Auch beim Menschen habe ich nach dieser Richtung hin Untersuchungen vorgenommen. Als Objekt dienten mir die Ovarien eines neunmonatlichen Embryo. Der Eierstock, in seiner größten Ausdehnung parallel der Tube etwa 13 mm lang, wurde in Flemming'scher Lösung fixirt, mit Boraxkarmin durchgefärbt und in Serienschnitte von der Dicke von 0,01 mm zerlegt. Die Form, die das Ovarium auf Querschnitten senkrecht zu seiner längsten Achse zeigt, lässt sich am besten mit der Spitzmorchel vergleichen, deren Stiel durch das Mesovarium dargestellt wird (Fig. 30). Wie beim Fuchs können wir auch beim menschlichen Fötus eine Rindenschicht, die Eiballen und Follikel enthält, von der vorwiegend bindegewebigen Markschicht unterscheiden, die im Hilus in das Bindegewebe des Mesovariums übergeht. Eine Albuginea ist noch nicht vorhanden. Zu beiden Seiten des Hilus springt die Rindenschicht erheblich über das Niveau des Mesovariumansatzes vor.

Das flache Peritonealepithel des Mesovariums geht, gegen den Hilus hin allmählich höher werdend, ohne scharfe Grenze in das niedrig cylindrische Keimepithel über. Dieses unterscheidet sich in nichts Wesentlichem vom Keimepithel des neugeborenen Kaninchens. In Form und Größe mannigfach wechselnd halten seine Zellen im Allgemeinen die cylindrische Grundform fest. Sie bekleiden in kontinuirlicher einfacher Schicht das Ovarium. Zahlreiche Falten der Oberfläche, am stärksten ausgeprägt in der Nähe des Hilus, erschweren gegenüber dem Kaninchen hier das Studium des Keimepithels in beträchtlichem Maße. Tiefe Falten, deren Zusammenhang mit der Oberfläche nicht in den Schnitt fiel, können leicht für enge, manchmal verzweigte Schläuche angesehen werden; doch hebt sich dieser Irrthum stets bei Verfolgung der Serie. Echte Schläuche, ausgehend vom Keimepithel, habe ich nirgends gefunden. Nur selten wird die einschichtige Lage des Keimepithels dadurch unterbrochen, dass sich, wie ich dies beim Kaninchen genauer beschrieben habe, zwei über einander liegende Zellen finden, von denen die oberflächliche Keimepithelzelle bleibt, die tiefere, wie sich an zahlreichen Übergängen sehen lässt, zum Ei wird und, begleitet von unveränderten Zellen des Keimepithels, in das Innere des Eierstockes aufgenommen wird. Die so entstehenden Eiballen sind denen des neugeborenen Kaninchens durchaus ähnlich und zerfallen durch Ordnung der unveränderten Epithelzellen und des eindringenden Bindegewebes um die einzelnen Eier in analoger Weise in Follikel. Wir sehen in der Tiefe des Ovariums äußerst zahlreiche junge Eier, von flachen Epithelzellen und Stromagewebe umhüllt, einzeln oder in kleinen Gruppen beisammen liegen. Follikel mit mehrschichtigem Epithel haben sich noch nicht gebildet.

Mitosen, wie ich sie beim neugeborenen Kaninchen im Keimepithel gefunden habe, sah ich beim beschriebenen Ovarium des Menschen nicht. Zelltheilungen im Ovarialinneren sind jedoch häufig und zwar hauptsächlich in den beiden zur Seite des Hilus vorspringenden Wülsten der Rindenschicht, wo sich auch die meisten und jüngsten Eiballen finden. Auffallend ist es, dass in diesen Eiballen die unveränderten Epithelzellen in verhältnismäßig größerer Anzahl sich vorfinden, als in den übrigen Theilen des Eierstockes. Eine Erklärung für diese Thatsache ist die, dass die Zelltheilungen vorwiegend bei den genannten Zellen vorkommen.

Die Zellwucherung und das überwiegende Wachsthum dieser Randzone des Eierstockes lassen dies Gebiet als den Theil des Ovariums erscheinen, in welchem die keimbereitende Thätigkeit, wenn sie nicht hauptsächlich dort lokalisirt ist, doch am längsten persistirt. Damit stimmt überein, dass ich beim neugeborenen Kaninchen die Eibildung auch vorwiegend in diesem Bezirk getroffen habe.

Im Stromagewebe der Markschicht liegen neben zahlreichen Blutgefäßen Züge epithelialer Zellen, Markstränge. Sie sind in bei Weitem geringerer Zahl ausgebildet als beim Fuchs, doch habe ich sie, die beiden Enden des Ovariums ausgenommen, wo die Markschicht aufgehört hat, von vielen hundert Schnitten in keinem vermisst. Ihre Zellen sind etwas kleiner als beim Fuchs, ihre Abgrenzung gegen das Bindegewebe des Stroma eben so deutlich. Wie beim Fuchs strahlen sie unter einander zusammenhängend in ihrer Hauptverlaufsrichtung von der Hilusmitte nach der Peripherie hin aus. Sie dringen in die inneren Partien der Rindenschicht und daselbst in das Innere der dort gelegenen Eiballen ein (Fig. 25), welcher Vorgang sich beim Menschen viel öfter und viel deutlicher verfolgen lässt, als beim Fuchs. Ein Theil zum mindesten der unveränderten Epithelzellen in den inneren Eiballen des Eierstockes muss unbedingt auf die Markstränge zurückgeführt werden. Die Epithelzellen der Eiballen indessen auf ihren Ursprung von Keimepithel und Markstrang hin zu klassificiren ist mir nicht gelungen, da ich einen Unterschied der einzelnen Epithelzellen der Eiballen unter einander eben so wenig finden kann, wie zwischen ihnen und den Keimepithel- oder Markstrangzellen. Noch deutlicher wird der Zusammenhang zwischen Ei und Markstrang, wenn man sieht, wie in Fig. 26, dass ein Ei ohne jede Verbindung mit den Eiballen mitten in einem Markstrang liegt, ein ziemlich häufiger Befund.

In der Mitte der Hilusgegend findet sich derselbe Strang derben Bindegewebes mit vereinzelten glatten Muskelzellen mit jenen eigenthümlichen gekrümmten epithelialen Schläuchen und Strängen im Inneren, den ich schon beim Fuchs beschrieben habe. Wie dort erstreckt er sich parallel der Längsachse des Ovariums verlaufend, stets an derselben Stelle liegend in seiner Größe kaum verändert kontinuirlich durch einen großen Theil des Ovariums (Fig. 27).

Beim Menschen habe ich ihn an dem dem Uterus näheren oder medialen Theil des Ovariums von Gefäßen begleitet mit dem lockeren Bindegewebe des Mesovariums in den Hilus ovarii eintreten sehen und ihn dort in über 750 auf einander folgenden Schnitten von den ca. 1300, in die ich den Eierstock zerlegen konnte, immer gefunden. — Seine allgemeine Form, nicht ganz scharf umgrenzt, wird hier und da durch vorbeiziehende Gefäße etwas modificirt, erleidet aber sonst in der größten Strecke seines Verlaufes keine wesentlichen Änderungen.

Mannigfach indessen wechseln die epithelialen Schläuche und Stränge, die er einschließt, in ihrer Gestaltung. Doch ist dadurch der Charakter derselben nicht alterirt und der kontinuirliche Zusammenhang zwischen den einzelnen Epithelgebilden unter einander wird nicht gestört.

Gegen das laterale Ende des Ovariums hin geht die bindegewebliche Außenschicht des Grundstranges im umgebenden lockeren Bindegewebe der Markzone auf, während der epitheliale Theil sich zu einigen Marksträngen auflöst. Schon vorher lässt sich von Strecke zu Strecke beobachten, wie ein Markstrang mit dem Epithel des Grundstranges in Verbindung tritt (Fig. 28). An solchen Stellen lässt sich hier und da noch ein Lumen im Markstrang erkennen. Nach dem medialen Ende des Ovariums hin wird der direkte Epithelzusammenhang undeutlicher. Ein Markstrang tritt stellenweise dicht an den Grundstrang heran und dessen Epithel treibt nach dem Markstrang einen Fortsatz, der mit jenem durch straffere Bindegewebszüge, in denen noch vereinzelte Epithelzellen liegen, in Zusammenhang steht. Es scheint also hier der direkte Kontakt des Markstrangepithels mit dem Epithel des Grundstranges, der an vielen Stellen sich wie beim Fuchs noch deutlich erkennen lässt, durch dazwischen geschobenes Bindegewebe gelöst worden zu sein.

Im Ligamentum latum zwischen Tube und Ovarium befinden sich die Schläuche des Epoophoron, die durch v. Kölliker (7) als Reste des Wolff'schen Körpers beschrieben werden, und von Waldeyer, Romiti u. A. weiter untersucht worden sind.

Sie stellen beim Menschen in dem untersuchten Stadium ein Konvolut von verschieden weiten, stellenweise anastomosirenden, gewundenen Kanälen dar mit einfacher kubischer Epithelauskleidung, einer dünnen Ringschicht glatter Muskelzellen, die das Epithel dicht umgiebt und einer breiteren Schicht von cirkulärem Bindegewebe, das allmählich in das umgebende Bindegewebe übergeht. Als Inhalt findet man außer serösem Gerinnsel vereinzelte degenerirte Epithelzellen.

Die Ausdehnung der ganzen Anlage beträgt in der Richtung parallel der Längsachse des Ovariums ca. 5 mm.

An beiden Enden des Epoophorons, wo die Kanäle blind enden, verlaufen dieselben annähernd parallel der Längsachse des Ovariums, in den mittleren Gebieten indessen mehr senkrecht dazu in der Richtung nach dem Hilus ovarii hin. Dort dringen die Schläuche auch tief in das Mesovarium ein und in einem Gebiet von etwa 1 mm Länge tritt von Stelle zu Stelle ein Schlauch nahe an den im Hilus gelegenen Grundstrang heran und es tritt sein Epithel, indem das Lumen allmählich verschwindet, in strangförmige Verbindung mit dem Epithel des

Grundstranges, das seinerseits auch dem Epoophorialschlauch einen Epithelstrang entgegenschickt (Fig. 29).

Auffallend ist es, dass Nagel (11) bei den genauen Beobachtungen, die er in seiner Arbeit: »Das menschliche Ei« vom Eierstock des Menschen giebt, diese Verhältnisse entgangen sind.

Er schreibt p. 371:

»Ich habe niemals bei menschlichen Föten diese Markstränge beobachten können, obwohl ich die Ovarien in Paraffin eingebettet, in Reihenschnitte zerlegt habe und eine gründliche Durchmusterung vorgenommen habe. Dagegen sind mit einem deutlichen Lumen versehene Kanäle in dem Mesovarium (bei Erwachsenen habe ich dergleichen auch im Hilusgewebe gefunden) ein fast ganz regelmäßiger Befund und bilden das von Waldeyer beschriebene Epoophoron, siehe auch Romiti[1]. — Diese Kanäle gehen aber nirgends in solide Zellstränge über, die dann weiter wuchern, noch verzweigen sich die Kanäle selbst in das Ovarialgewebe hinein. In keinem der von mir untersuchten Eierstöcke menschlicher Föten war eine Verbindung zwischen Eifach und den oben erwähnten Kanälen nachzuweisen. Eine Betheiligung anderer epithelialer Elemente an der Follikelbildung als des Keimepithels ist aber beim Menschen bestimmt auszuschließen.«

Dieselbe Ansicht vertritt er auch später (12). Man sieht, dass meine Beobachtungen denen Nagel's direkt widersprechen; ein Umstand, den ich mir nicht anders erklären kann, als durch die Annahme, dass Nagel an nach dieser Hinsicht ungünstigen Objekten gearbeitet hat. Es existirt auch beim Menschen durch Vermittelung des Grundstranges ein zweifelloser Zusammenhang zwischen den Epoophorialschläuchen im Ligamentum latum und den Marksträngen im Ovarium, die hier zwar nicht so zahlreich wie beim Fuchs, aber doch deutlich ausgebildet sind.

Eben so sicher ist, dass diese Markstränge beim Menschen und auch beim Fuchs mit dem die Eier umhüllenden Epithel i. e. Follikelepithel in direkte Verbindung treten derart, dass eine Trennung zwischen der Zelle des Markstranges und der Follikelepithelzelle nicht möglich ist. Andererseits besteht eine ebensolche Verbindung zwischen Follikelepithel und Keimepithel. Was folgt daraus? Jedenfalls so viel, dass die Follikelbildung zu Keimepithel und Markstrang in enger Beziehung steht. Welcher Art ist diese Beziehung? Ich könnte mit größerem Rechte als die meisten Autoren, die bisher über Follikelentwicklung sich ausgesprochen haben, aus meinen Beobachtungen einen

---

[1] Gemeint ist Litteraturverzeichnis Nr. 14.

Schluss ziehen, nämlich den, dass das Follikelepithel sowohl aus dem Epithel der Markstränge wie aus dem Keimepithel hervorgeht. Allein bei diesem Schlusse würde auch mir der Vorwurf anhaften, dass ich aus bloßem Kontakt auf einen genetischen Zusammenhang geschlossen habe, ohne einen solchen durch wirkliche Beobachtung in jeder Hinsicht zweifellos erwiesen zu haben. Das halte ich fest: ich habe bei Mensch und Fuchs gesehen, wie sich Follikelepithel aus den unveränderten Epithelzellen der Eiballen bildet, wie ich dies beim Kaninchen des Näheren beschrieben habe, ohne dass ich Epithelzellen irgend anderen Ursprunges als die Zellen des Keimepithels in die Eiballen eindringen sah. Ein Hervorgehen der Follikelepithelzellen aus Keimepithelzellen glaube ich demnach auch für Mensch und Fuchs bewiesen.

Dem gegenüber dringen in die Eiballen im Inneren des Eierstockes, wo ein Zusammenhang mit dem Keimepithel fehlt, die Zellen der Markstränge ein und stehen mit den die Eier umhüllenden Epithelzellen in innigem Kontakt. Auch scheinen zahlreiche Übergänge dafür zu sprechen, dass eine im Markstrang liegende Eizelle mit anliegenden Epithelzellen vom Markstrang sich loslöst und zum isolirten Follikel wird. Ich sage »scheinen«, weil ich die Möglichkeit nicht ausschließen kann, dass der Vorgang umgekehrt verläuft, d. h. dass ein Follikel in einen Markstrang aufgenommen wird. Immerhin legen solche Bilder die Vermuthung sehr nahe, dass wenigstens im Inneren des Ovariums das Markstrangepithel an der Bildung des Follikelepithels betheiligt ist. So berechtigt nun auch hiergegen der Einwurf ist, dass nicht anzunehmen sei, dass sich Elemente verschiedener Organe zu einem so durchaus einheitlichen Gebilde, wie es das Follikelepithel ist, vereinigen, so hat dem gegenüber v. Kölliker (9) mit Recht hervorgehoben, dass Keimepithel und Markstrangzellen, i. e. Epithel der Urnierenanlage derselben Herkunft seien.

Wenn für manche Thiere nachgewiesen worden ist, dass Follikelepithel vom Keimepithel allein stammt, wie ich dies beim Kaninchen selbst gesehen habe, so ist ein Analogieschluss auf andere Thiere zwar naheliegend, doch ohne Beweiskraft.

Eine Entstehung des Follikelepithels für die aus dem Keimepithel hervorgehenden Eier aus den Marksträngen darf dann als feststehend angenommen werden, wenn diese Eier ohne jegliche Einmischung anderer Epithelien von Markstrangzellen umwachsen werden und mit den letzteren als Follikel ins Stromagewebe aufgenommen werden. Es ist mir nicht gelungen, dies zu beobachten. Diesen endgültigen Beweis dafür zu liefern oder die Unmöglichkeit eines solchen Verhaltens nachzuweisen, bleibt späteren Untersuchungen aufbehalten. Wir würden nur dann darauf verzichten können, wenn es sich fände, dass die in den Marksträngen liegenden Eier ein Produkt derselben sind.

Es bleibt mir noch übrig meine Ansicht auszusprechen über die gegenseitige Beziehung von Marksträngen, Grundstrang und Epoophoron.

Eine direkte Beziehung zwischen den Marksträngen und den Schläuchen des Epoophorons existirt nicht. Der Zusammenhang wird vermittelt durch den Grundstrang. Es fragt sich nun, was ist dieser Grundstrang?

Man stelle sich vor, Fig. 31 sei der Querschnitt eines Schlauches von Epithel und Bindegewebe, dessen Epithel *Z* in Falten gelegt ist. Geht an den beiden sich berührenden Epithelflächen *a a'* das Epithel verloren, oder wird es zur Seite gedrängt durch Bindegewebe, das dann von beiden Seiten her verschmilzt, so wird das Lumen des Kanals getheilt. Verwächst das beiderseitige Epithel, so erhalten wir einen doppelten Epithelstrang, geht das Epithel einerseits verloren, einen einfachen.

Durch Kombination dieser Vorgänge erhalten wir eine partielle Obliteration des Epithelkanals. Wir sehen auf Querschnitten also einen Bindegewebsstrang, der Epithelinseln mit stellenweisen Lichtungen enthält, d. h. genau das Bild, das uns Fig. 23 vom Grundstrang des Fuchses, Fig. 27 von dem des Menschen giebt. Dem zufolge sehe ich in dem Grundstrang nichts Anderes als den Wolff'schen Gang, der großentheils verödet parallel der Längsachse des Ovariums verlaufend in das Stromagewebe des Hilus eingebettet liegt. Ich darf das um so eher, als sich nirgends die Spur eines Gebildes findet, das eine ähnliche Deutung erlaubte. Ich habe ihn, wenn auch noch mehr zurückgebildet, auch in dem Hilus ovarii eines 14jährigen Mädchens gefunden.

Von ihm gehen nach der Gegend der Tube hin zwischen die Blätter des Ligamentum latum eingebettet die Epoophorialschläuche aus, die in ihrem peripheren Theile nicht der Obliteration verfallen. Gegen die Ovarialoberfläche hin, entgegen den hereinwuchernden Eiballen, schickt er die Markstränge aus, die wohl in ihrer Hauptzahl ohne Lumen angelegt werden und mit den werdenden Follikeln in Beziehung treten.

Fasse ich zum Schlusse meine Resultate zusammen, so habe ich beim Kaninchen gefunden, dass sich durch indirekte Zelltheilung einer Keimepithelzelle im Keimepithel zwei über einander liegende Zellen bilden, von denen sich die dem Stroma aufliegende zur Eizelle ausbildet, von Zellen des Keimepithels bekleidet und beim Vorrücken des letzteren vom Stromagewebe umscheidet wird. Dieser einfache Vorgang der Follikelbildung wird mannigfaltiger, wenn bei reichlicher Eibildung Stroma und Epithel nicht Zeit finden, das Ei zu umhüllen, bevor sich ihm neue Eier anschließen; in den so entstehenden Eiballen,

d. h. Haufen von Eiern und eingewanderten Keimepithelzellen, tritt eine Ordnung der Epithelzellen um die Eier und eine Aufnahme der so entstehenden Follikelanlagen in das Stroma erst später ein.

Beim Menschen habe ich, die Mitosen im Keimepithel ausgenommen, übereinstimmende Bilder erhalten.

Der Urnierengang persistirt bei Fuchs und Mensch, großentheils obliterirt, unter dem als »Grundstrang« beschriebenen Bilde im Hilus ovarii.

Die Markstränge des Ovariums erlangen bei Fuchs und Mensch erhebliche Ausdehnung, wenn auch bei letzterem lange nicht in dem Maße wie bei jenem. Sie sind Produkte des Epithels des Urnierenganges und verzweigen sich von diesem aus nach der Peripherie des Ovariums. Sie stehen mit dem Epithel der Eiballen und werdenden Follikel in direkter untrennbarer Berührung und enthalten oft auch Eier in ihrem Inneren. Eine Relation derselben zur Follikelbildung muss demnach als bestehend angenommen werden.

Die Schläuche des Epoophoron entspringen beim Menschen von demselben Abschnitt des beschriebenen Urnierenganges, wie die Markstränge, um in entgegengesetzter Richtung im Ligamentum latum gegen die Tube hin zu verlaufen.

Endlich bitte ich meine hochverehrten Lehrer, die Herren Professoren Geheimrath Dr. v. Kölliker und Dr. O. Schultze, den Dank entgegenzunehmen, den ich ihnen für die mannigfaltige, durch sie erhaltene Anregung und Belehrung und speciell für ihr Interesse an meiner vorliegenden Arbeit an dieser Stelle ausspreche.

Würzburg, im März 1894.

Verzeichnis der angeführten Litteratur.

1. Balbiani, Sur l'origine des cellules du follicule et du vitellin chez les géophiles. 1883.
2. Balfour, On the structure and the developpement of the vertebrate ovary. Quart. journ. of micr. science. 1878.
3. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870.
4. Bischof, Über die Bildung des Säugethiereies und seine Stellung in der Zellenlehre. 1863.
5. Harz, Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
6. Klebs, Die Eierstockseier der Wirbelthiere. Virchow's Arch. Bd. XXI u. XXVIII.

7. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig 1867.
8. Derselbe, Über die Entwicklung der Graaf'schen Follikel der Säugethiere. Verh. der phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. VIII.
9. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. 1879.
10. Hubert Ludwig, Über Eibildung im Thierreiche. Preisschrift. Würzburg 1874.
11. Nagel, Das menschliche Ei. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXI.
12. Derselbe, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIV.
13. Pflüger, Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.
14. Romiti, Über den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Archiv f. mikr. Anat. Bd. X.
15. Rouget, Recherches sur le développement des oeufs et de l'ovaire chez les Mammifères après la naissance. Compt. rend. Paris 1879.
16. Derselbe, Evolution comparée des glandes génitales mâles et fémelles chez les embryons de Mammiféres. Ibidem.
17. Schottländer, Über den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch und Säugethieren. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI.
18. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

Erklärung der Abbildungen.

Die beigegebenen Zeichnungen sind, abgesehen vom Schema Fig. 31, alle nach Präparaten mit Leitz Oc. III, Obj. 7 gezeichnet und auf den vorliegenden Maßstab reducirt worden, ausgenommen Fig. 14 und 20, die mit Oc. I, Obj. 7 und Fig. 21, die mit Oc. III, Obj. 3 entworfen sind, und Fig. 30 mit Lupenvergrößerung.

In den Figuren ist übereinstimmend bezeichnet:

Keimepithel mit *K*, Bindegewebe mit *S*, Eiballen mit *E*, Eizellen mit *e*, Epithel mit *Z*, einzelne Epithelzellen mit *z*, Follikelepithelzellen mit *fz*, Markstränge mit *M* und deren Zellen mit *m*, Lumen mit *L*, Grundstrang mit *G*, Blutgefäße mit *V*.

Tafel XVIII.

Vom neugeborenen Kaninchen.

Fig. 1 u. 2. Zelltheilung im Keimepithel senkrecht zur Oberfläche (p. 315).

Fig. 3. Zwei über einander liegende Zellen im Keimepithel als Produkt der Zelltheilung (p. 316).

Fig. 4, 5 u. 6. Weiterentwicklung der tiefer liegenden Zelle zur Eizelle (p. 316).

Fig. 7. Ei unterm Keimepithel (p. 316).

Fig. 8 u. 9. Mitosen in Eizellen (p. 317).

Fig. 10. Ein Ei in das Innere des Eierstockes rückend (p. 320).

Fig. 11. Eistrang, hervorgehend aus einer isolirten Stelle des Keimepithels (p. 320).

Fig. 12. Eiproduktion von benachbarten Punkten des Keimepithels ausgehend (p. 321).

Fig. 13. Eiballen im Entstehen (der Schnitt trifft die Oberfläche etwas schief, darum erscheint das Keimepithel doppelt) (p. 321).

Fig. 14. Eiballen aus dem Inneren des Ovariums (p. 321).

Fig. 15 u. 16. Fortschreitende Zerlegung des Eiballens durch Bindegewebe (p. 325).

Fig. 17. Primärfollikel (p. 325).

Tafel XIX.

Kaninchen, sechs Wochen alt.

Fig. 18 u. 19. Direkte Follikelbildung aus Keimepithel (p. 325).

Fig. 20. Eiballen im Begriff Follikel abzuspalten (p. 326).

Fuchs, zwei Monate alt.

Fig. 21. Theil eines Querschnittes durch das Ovarium. *A*, Markschicht; *B*, Rindenschicht; *C*, Grundsubstanz (p. 328). (Die Bindegewebskerne der Rindenschicht sind nicht ausgezeichnet.)

Fig. 22. Epithel der Primärfollikel in Zusammenhang mit dem Keimepithel (bei den Eiern e_1 e_1 ist der Kern nicht in den Schnitt gefallen) (p. 328).

Fig. 23. Grundstrang. *gm*, glatte Muskelkerne (p. 329).

Fig. 24. Markstrangzellen in Kontakt mit Follikelzellen (p. 330).

Menschlicher Fötus vom neunten Monat.

Fig. 25. Eiballen in Verbindung mit einem Markstrang (p. 332).

Fig. 26. Ei im Markstrang (p. 332).

Fig. 27. Grundstrang. *gm*, glatte Muskelkerne (p. 332).

Fig. 28. Grundstrang mit daraus hervorgehendem Markstrang (p. 333).

Fig. 29. Grundstrang in Zusammenhang mit dem Epoophorialschlauch *N* (p. 333).

Fig. 30. Übersichtsbild. *O*, Ovarium (mit *A*, Markschicht, *B*, Rindenschicht), *C*, Mesovarium, *D*, Ligamentum latum, *N*, Epoophoron, *T*, Tube (Vergr. 6fach).

Fig. 31. Schema, darstellend den Querschnitt eines Kanales mit Lumen *L*, gefaltetem Epithel *Z*, Bindegewebsumhüllung *S*; a a_1 Stellen, wo sich die Epithelflächen berühren (p. 336).

Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen.

Von

Dr. **W. Schewiakoff,**
Privatdocent an der Universität Heidelberg.

Mit Tafel XX und XXI.

Die in verschiedenen wirbellosen Thieren lebenden Gregarinen zeigen bekanntlich häufig deutliche Bewegungserscheinungen, welche zuweilen recht energisch sind. Diese Bewegungen sind von zweierlei Art. Wir unterscheiden erstens Gestaltsveränderungen und partielle Kontraktionen am Körper der Gregarinen, welche unter Umständen von Ortsbewegungen begleitet sein können; zweitens ausgesprochene Vorwärtsbewegungen, bei welchen die Gregarine, mit dem Vorderende vorangehend, in der Richtung ihrer Längsachse sich stetig und langsam fortschiebt, ohne dass Gestaltsveränderungen an ihr wahrzunehmen sind.

Über die Ursache der ersterwähnten Bewegungserscheinungen stimmen die Ansichten der meisten Forscher überein. Die Gestaltsveränderungen werden durch die Kontraktilität des Körperplasmas erklärt; die trägen und unregelmäßigen Ortsveränderungen der Monocystideen zum Beispiel entsprechen der Bewegungsart einiger Flagellaten (Eugleninen, und zum Theil Astasiinen und Menoidinen), wenn die letzteren ihre Geißel abgeworfen haben, und sind auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Die Bewegungsvorgänge der zweiten Art, obgleich seit circa 100 Jahren bekannt, haben bis jetzt noch keine befriedigende Erklärung gefunden.

Der Versuch ihrer Erklärung ist überhaupt nur von einzelnen Forschern unternommen worden. Die Ansicht RAY LANKESTER's[1], dass die Vorwärtsbewegung der Gregarinen durch leichte, jedoch beständige

---

[1] E. RAY LANKESTER, Remarks on the structure of the Gregarinae and on the development of Gregarina (Monocystis) Sipunculi Köll. Quart. Journ. of microsc. Sc. Tom. XII. 1872. p. 342—351.

Undulationen der Körperränder bewirkt werde, ist nicht stichhaltig, und bereits von Bütschli[1] und Schneider[2] zurückgewiesen worden. Noch weniger befriedigend ist die Ansicht Frenzel's[3]. Nach ihm soll die Nahrungsaufnahme bei den Gregarinen »eine anziehende Funktion ihres Protoplasmas« sein, welche nicht nur auf endosmotischer, sondern auch auf chemischer (?) Thätigkeit beruht. Diese Thätigkeit könne in das Protomerit verlegt werden, »derartig, dass die aufzunehmenden Stoffe und das Protoplasma eine Anziehung auf einander ausüben, die das Thier wie ein Magnet nach vorwärts treibt, bis zu einem Punkte, wo jene Stoffe in großer Menge angehäuft sind«. Ferner soll hierbei wahrscheinlich Wasser vorn aufgenommen, und hinten in langsamem Strome abgegeben werden, wodurch die vorwärts treibende Kraft noch vermehrt werde. Demnach erwiesen sich die Gregarinen als die einzige Thierklasse, deren Ortsveränderungen auf keine Weise erklärt werden konnten, so dass letztere völlig räthselhaft erschienen. Die im Nachfolgenden mitgetheilten Untersuchungen beziehen sich nur auf die zweite Art der Bewegung, d. h. auf das gleichmäßige Fortgleiten der Gregarinen.

Ganz zutreffend wurde die Vorwärtsbewegung der Gregarinen von Bütschli in seinem Protozoenwerke (l. c. p. 519) mit der der Diatomeen verglichen, an welche sie im Allgemeinen sehr erinnert. Der Unterschied in der Bewegung beider liegt bloß darin, dass die Gregarinen immer nur in einer Richtung fortgleiten, wogegen die Diatomeen bald vor-, bald rückwärts sich bewegen. Ferner zeigen die Gregarinen bei ihrer Vorwärtsbewegung nicht das charakteristische Hin- und Herwackeln bezw. die zitternden Bewegungen, welche den Diatomeen eigen sind. Bekanntlich ergaben die wichtigen und interessanten Untersuchungen, welche Bütschli und Lauterborn[4] gemeinschaftlich an Diatomeen anstellten, dass die Bewegung der letzteren durch austretende Gallertfäden verursacht wird, eine Erscheinung, welche bereits Klebs[5] bei den Desmidiaceen beobachtet hat. Es lag nun die Vermuthung sehr nahe, dass die Vorwärtsbewegung der Gregarinen durch analoge

---

[1] O. Bütschli, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Protozoa. Bd. I. 1880—1882. p. 519.

[2] A. Schneider, Contributions à l'histoire des Grégarines des invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. de zool. expérim. et génér. T. IV. 1875. p. 521.

[3] J. Frenzel, Über einige argentinische Gregarinen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXVII. N. F. XX. p. 289—290.

[4] O. Bütschli, Über die Bewegung der Diatomeen. Verhandl. d. naturh. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, Heft 5. p. 580—586.

[5] G. Klebs, Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen a. d. botan. Institut Tübingen. Bd. II, Heft 2. p. 333—418.

Vorgänge bedingt sei. Diese Annahme schien noch mehr berechtigt in Folge einer Beobachtung, welche von Bütschli im Jahre 1880 zum ersten Male gemacht wurde. Er sah nämlich, dass dem Hinterende einer in Bewegung begriffenen Clepsidrina ovata mehrere Reihen feinster Körnchen anhafteten. Diese Beobachtung ließ Herrn Professor Bütschli vermuthen, dass auch die fortschreitende Bewegung der Gregarinen durch Abscheidung von Gallerte am Hinterende hervorgerufen werde. Auf sein Anrathen unternahm ich es daher diese Vermuthung, deren er gelegentlich in seinen Vorträgen Erwähnung that, genauer zu prüfen, um so mehr als mir zur Zeit sehr günstiges Material zur Verfügung stand.

Als Untersuchungsobjekt diente Clepsidrina munieri Schneid. aus Chrysomela haemoptera L., welchen Käfer das zoologische Institut von Herrn Geheimen Medicinalrath Pfeiffer in Weimar in größeren Mengen lebend erhielt. Diese Gregarine, obgleich bedeutend kleiner als die gemeine Clepsidrina blattarum Sieb., eignete sich sehr zu den Versuchen, da sie erstens in sehr großer Zahl auftrat, und zweitens sich sehr energisch bewegte.

Die im Nachfolgenden zu schildernden Beobachtungen wurden sämmtlich an dieser Art gemacht. Ich möchte aber hierzu bemerken, dass spätere Untersuchungen an Clepsidrina blattarum Sieb. aus Periplaneta orientalis, Clepsidrina polymorpha Hamm. aus der Larve von Tenebrio molitor und Stylorhynchus longicollis Schneid. aus Blaps sp. aus Algier, genau dieselben Resultate ergaben, und demnach die Bewegung aller genannten Formen auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist.

Die Beobachtungen wurden nach folgender Methode angestellt: In der zur Untersuchung von Entoparasiten bei uns gebräuchlichen Eiweißlösung (20 ccm Hühnereiweiß, 1 g Kochsalz und 200 ccm Wasser) wurde chinesische Tusche oder Karmin so lange verrieben, bis die Flüssigkeit eine intensiv schwarze, bezw. dunkelrothe Färbung angenommen hatte.

Statt der Eiweißlösung kann mit demselben Erfolge auch 1 %ige Kochsalzlösung verwendet werden. Ein Tropfen dieser Flüssigkeit wurde auf den Objektträger gebracht, eine Anzahl Gregarinen in denselben gesetzt und mit einem Deckglase bedeckt, welches zur Vermeidung jeder Pression mit Wachsfüßchen versehen war.

In diesem Medium beginnen die Gregarinen meist nach kurzer Zeit sich zu bewegen, obgleich manche erst nach längerer Zeit oder auch gar nicht in Bewegung gerathen. Während der Bewegung sieht man bei schwacher Vergrößerung (ca. 30), dass die Gregarine gleichsam eine helle Spur hinterlässt, welche gegen die sie umgebende, gefärbte Flüssigkeit scharf abgegrenzt ist (Taf. XXI, Fig. 1). Da andere Protozoen, wie Amöben, Flagellaten und Infusorien unter gleichen Umständen keine Spur des zurückgelegten Weges hinterlassen, so ist es einleuchtend, dass der oben erwähnte helle Streifen durch irgend eine Substanz, welche die Gregarine ausscheidet, bedingt sein muss. Die hinterlassene Spur zeigt deutlich den zurückgelegten Weg; letzterer ist meist zuerst geradlinig, um dann oft in eine Kurve überzugehen.

Trifft die Gregarine auf ein Hindernis, so steht sie einige Zeit still; es tritt dann eine Knickung am Körper der Gregarine auf, worauf die Bewegung in einer neuen, durch die Knickung des Vorderendes vorgezeichneten Richtung fortgesetzt wird.

Beobachtet man eine stillliegende Gregarine bei stärkerer Vergrößerung (100—200), so bemerkt man, dass die Tusche- resp. Karminkörnchen sich in lebhaftem Tanz (Molekularbewegung) befinden. Die Bewegung der Gregarine wird dadurch eingeleitet, dass die in ihrer unmittelbaren Umgebung befindlichen Körnchen längs der Gregarine von vorn nach hinten zu strömen beginnen. Sie sammeln sich am hinteren Körperende an, wo sie zu einem meist kegelförmigen Klumpen zu verkleben scheinen. Jetzt erst beginnt die Vorwärtsbewegung der Gregarine in einer der Körnchenströmung entgegengesetzten Richtung, und gleichzeitig damit das Auftreten des hellen Streifens am Hinterende des Protisten. Bei genauerem Zusehen bemerkt man in dem Streifen mehrere Längsreihen von Tuschekörnchen, welch letztere den Eindruck hervorrufen, als wären sie auf der Oberfläche eines dünnen hyalinen Fadens angeklebt (Taf. XX, Fig. 1—5). Solche Körnchenreihen, welche zuweilen ganze Bündel zu bilden scheinen, kann man auf größere Strecken hin verfolgen. Bei geradliniger Bewegung der Gregarine erscheinen sie vollkommen gerade gestreckt (Taf. XX, Fig. 1—2; Taf. XXI, Fig. 3), und nehmen fortdauernd an Länge zu, indem ihnen von vorn her, d. h. vom Hinterende der Gregarine, neue Körnchen angelagert werden. Öfters bemerkt man ein plötzliches Zucken einzelner Körnchenreihen, von einer beliebigen Stelle aus, wobei dann die Körnchen häufig statt einer geradlinigen, eine wellenförmige Anordnung zeigen, und von der Gregarine eine Zeit lang nachgeschleppt werden. Diese Erscheinung ruft vollkommen den Eindruck hervor, als ob ein Faden, an dessen einem Ende gezogen wird, während das andere befestigt ist, plötzlich reißt, und das losgerissene Stück sich nun in der Zugrichtung fortbewegt. Es lag daher die Vermuthung nahe, dass von der Gregarine während der Bewegung dünne, homogene Fäden ausgeschieden werden, welche aus einer klebrigen Gallerte bestehen müssen, da die Tuschekörnchen ihnen fest anhaften. Die Lichtbrechung dieser hyalinen Fäden muss der des Wassers, resp. der Eiweißlösung ganz nahe kommen, da sie in diesen Medien nicht direkt wahrnehmbar sind, und erst durch die Beimengung gefärbter, kleinster Partikel zur Beobachtung kommen.

Es gelang mir auch das Vorhandensein derartiger hyaliner Fäden nachzuweisen. Eine Anzahl Gregarinen wurden auf dem Objektträger in 1%iger Kochsalzlösung mit Karmin in die Feuchtkammer gebracht. Nach etwa zwei bis drei Stunden wurde das Präparat herausgenommen, und man konnte nun bemerken, dass diejenigen Gregarinen, welche in lebhafter Bewegung gewesen waren, einen homogenen Streifen hinterließen, den man unter schwacher Lupenvergrößerung oder sogar mit bloßem Auge sehen konnte. Durch solche, mit dem Deckglas bedeckte Präparate wurde vorsichtig Wasser durchgeleitet, wodurch die in der Kochsalzlösung suspendirt gewesenen Karminkörnchen fortgeschwemmt wurden; nur die oben beschriebenen, in Reihen angeordneten Körnchen, welche in der von der Gregarine hinterlassenen Spur liegen, blieben zurück. Betrachtet man diese Körnchenreihen bei sehr starker Vergrößerung und sehr enger Blende, so sieht man, wenn auch nur undeutlich, dünne gallertartige Fäden, welchen die Karminkörnchen anhaften. Bedeutend deutlicher treten aber diese Gallertfäden hervor, wenn man das Präparat mit Methylviolett intensiv färbt, und dann mit Wasser auswäscht. Dann erscheinen die Fäden violett und heben sich deutlich von den anhaftenden rothen Karminkörnchen ab. Die meisten Gallertfäden sind gerade gestreckt und verlaufen einzeln oder sind zu Bündeln verklebt, andere sehen wie aus dem Verband mit den übrigen gelöst, zerrissen und geschlängelt aus. Einzelne solcher Fäden aus dem Gallertstiel einer in Bewegung gewesenen Gregarine sieht man auf Taf. XXI, Fig. 5, einer mikrophotographischen Aufnahme (Apochr. homog. Imm. 2 mm, Projektionsoc. 4, Zeiss). Um recht gute Präparate von solchen Gallertfäden zu bekommen, ist eine gewisse Sorgfalt beim Präpariren nothwendig. Besonders günstige Objekte sind Gregarinen, welche sich in gerader Linie bewegt haben. Damit die zarten Gallertfäden möglichst intakt bleiben, und nicht durch Strömungen zerrissen oder aus ihrer natürlichen Lage gebracht werden, muss man beim Auswaschen das Wasser in der Bewegungsrichtung der Gregarine vorsichtig durchleiten. Nachdem auf solche Weise die Kochsalzlösung mit den darin enthaltenen Karminkörnchen durch Wasser ersetzt worden ist, empfiehlt es sich vor dem Färben die Gallertfäden mit Sublimat zu fixiren, wodurch noch bessere Bilder erzielt werden.

Durch die eben beschriebenen Beobachtungen kann das Vorhandensein von Gallertfäden, welche bei der Vorwärtsbewegung der Gregarine von derselben ausgeschieden werden, als bewiesen gelten. Da nun solche Fäden nur bei den vorwärtsschreitenden Gregarinen auftreten, die ruhenden hingegen derselben vollkommen entbehren, so ist es zweifellos, dass in der Bildung dieser Bündel von Gallertfäden die Ursache der Bewegung der Gregarinen zu suchen ist.

Es erschien nun sehr wünschenswerth auch bei lebenden Exemplaren diese Gallertfäden nachzuweisen. Zu diesem Zwecke waren natürlich sehr starke Vergrößerungen erforderlich, und da bei diesen die Tusche- oder Karmintheilchen zu grob erschienen, so sah ich mich nach einer färbenden Substanz um, deren einzelne Partikel noch feiner in der Flüssigkeit vertheilt wären. Unter allen von mir erprobten Substanzen erwies sich die auf Empfehlung von Professor Bütschli versuchte, natürliche Sepia am geeignetsten; um sie frei von allen Beimengungen zu haben entnahm ich sie direkt dem Tintenbeutel von Sepia officinalis, wusch sie sorgfältig mit Wasser aus und filtrirte. Die Körnchen sind so fein, dass sie durch das Filter gehen; dem Filtrat setzte ich das gleiche Quantum 2%iger Kochsalzlösung hinzu. Unter dem Mikroskop erscheint die dunkelbraune Flüssigkeit bei schwachen und mittelstarken Vergrößerungen gleichmäßig homogen; erst bei starken Vergrößerungen lassen sich Körnchen darin unterscheiden. Bringt man die Gregarine in diese Flüssigkeit, so beginnt die Bewegung nie sofort, wie dies in Tusche oder Karmin bisweilen der Fall ist, sondern stets erst nach einiger Zeit, zuweilen sogar erst nach 15 Minuten.

Bevor ich über die Erscheinungen spreche, welche bei der Bewegung der Gregarine in diesem Medium wahrzunehmen sind, will ich Einiges über die Struktur der Körperoberfläche von Clepsidrina munieri mittheilen. Bekanntlich wird die Cuticula der Clepsidrinen als längsgestreift beschrieben; bei starken Vergrößerungen, und besonders auf optischen Querschnitten, kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Längsstreifung durch konvex vorspringende Wülste — Rippenstreifen (Taf. XX, Fig. 7 *r*), welche mit dazwischen liegenden sehr schwachen Furchen (*f*) alterniren, bedingt wird. Diese Längsfurchen verlaufen meridional, konvergiren gegen einander nach dem hinteren Körperpole zu (Taf. XX, Fig. 5), treffen aber daselbst nicht in einem Punkte zusammen. Sehr viele Furchen vereinigen sich in der Nähe des hinteren Körperpoles bogenförmig je zwei mit einander, andere dagegen gehen in spitzem Winkel in einander über, wie aus Taf. XX, Fig. 6 zu ersehen ist.

Betrachtet man nun die Gregarine in mit Sepia versetzter Kochsalzlösung bei sehr starker Vergrößerung (Zeiss, Apochr. 2 mm, Oc. 12

und 18), indem man auf die Oberfläche einstellt, so sieht man deutlich, wie sich die feinen Sepiakörnchen längs den Furchen von vorn nach hinten zu bewegen beginnen. Um diese Erscheinung mit Deutlichkeit beobachten zu können, muss das Deckglas der Oberfläche der Gregarine direkt aufliegen, ohne die letztere jedoch im geringsten zu drücken. Stellt man nun auf das hintere Körperende ein, so sieht man, besonders wenn die Gregarine bereits in Bewegung begriffen ist, bei enger Blende von den Furchen aus nach hinten verlaufende, ganz dünne Gallert- oder Schleimfäden, welchen feine Sepiakörnchen (Taf. XX, Fig. 7 *gf*) anhaften.

Das Bewegungsphänomen wird hier durch dieselben Erscheinungen eingeleitet, welche wir bereits oben beschrieben haben: die von vorn längs den Furchen herabgleitenden Körnchen sammeln sich zunächst am hinteren Körperende zu einem Klumpen an; dieser wird aber nicht so groß, wie bei den in Tusche oder Karmin beobachteten Gregarinen. Erst einige Zeit hierauf beginnt die Vorwärtsbewegung, wobei in der ziemlich deutlich abgegrenzten zurückbleibenden Spur dünne Gallertfäden unterschieden werden können, denen kleine Sepiakörnchen anhaften. Demnach besteht diese, von der Gregarine hinterlassene Spur aus dünnen Gallertfäden, welche in ihrer Gesammtheit einen Gallertstiel bilden. Die Anordnung der Gallertfäden in diesem Stiele ersieht man am deutlichsten an optischen Längsschnitten. Auf solchen Bildern (Taf. XX, Fig. 5; Taf. XXI, Fig. 3) erkennt man, dass die Fäden nicht gleichmäßig durch den ganzen Stiel vertheilt sind. An den Rändern treten sie spärlicher auf und sind nach der Achse des Stieles zu immer enger gestellt, wobei sie öfters unter einander verkleben; dieses Verkleben der Fäden wird durch stärkere Ansammlung von Körnchen ersichtlich. In der axialen Region des Stieles selbst sieht man nur sehr wenige, oder gar keine Fäden (Taf. XXI, Fig. 2 und 4); die Körnchen, welche man dort sieht, befinden sich in lebhafter Bewegung. Letzteres deutet sicher darauf hin, dass die Körnchen hier nicht Fäden angeheftet sind, sondern sich frei in Flüssigkeit bewegen.

Demnach hätten wir uns die Bildung des Gallertstieles folgendermaßen zu denken. Die Gallertfäden werden von der ganzen Oberfläche der Gregarine in den Furchen (Taf. XX, Fig. 7 *f*), welche zwischen den konvex vorspringenden Rippenstreifen liegen[1], ausgeschieden und bilden in ihrer Gesammtheit einen gallertigen Hohlcylinder. Der Durchmesser desselben ist etwas kleiner als die größte Breite des Gregarinenkörpers. Nach dem Inneren des Cylindermantels zu werden die Gallertfäden zahlreicher, und können sogar mit einander verkleben. Die innere, hohle Achse des Cylinders enthält nur wenige Fäden. Dieser Bau des Gallertstieles wird leichter verständlich, wenn wir die Oberflächenansicht des hinteren Körperendes einer Gregarine genauer betrachten (Fig. XX, Fig. 6). Wir finden dabei, dass im Centrum des Gallertstieles nur einzelne Fäden vorhanden sein können, da nur wenige Furchen bis an den hinteren Pol des Thieres reichen. Ferner sehen wir, dass die Fäden an Zahl nach außen zunehmen, und dort am dichtesten stehen, bezw. ausgeschieden werden müssen, wo die meisten Vereinigungsstellen von Furchen liegen.

---

[1] Nach einer annähernd genauen Berechnung beträgt die Anzahl der Furchen bei Clepsidrina munieri etwa 500.

Dass die Anordnung der Gallertfäden wirklich dieser Annahme entspricht, erkennt man übrigens an jeder bei der Bewegung der Gregarine hinterlassenen Spur, selbst bei mittelstarken Vergrößerungen (Taf. XXI, Fig. 3 u. 4). Die dunklen Streifen innerhalb der Spur, d. h. die Ansammlungen von Körnchen zeigen, dass an diesen Stellen eine große Anzahl von eng an einander gereihten und wahrscheinlich mit einander verklebten Gallertfäden liegen muss. Sehr bemerkenswerth ist die Anordnung dieser Körnchenansammlungen da, wo die Spur einen Übergang von einer geradlinigen zu einer krummlinigen (bogenförmigen) Bewegung zeigt. Hier sieht man (Taf. XXI, Fig. 4), dass die Körnchen an der inneren (konkaven) Seite der Spur dichter angeordnet und in der Länge gleichmäßiger vertheilt sind; auf der äußeren (konvexen) Seite dagegen sind sie auf mehr oder weniger große Häufchen vertheilt, zwischen denen helle Zwischenräume wahrzunehmen sind. Dieses Bild ist dadurch zu erklären, dass an der konkaven Seite die einzelnen Gallertfäden der Länge nach zusammengedrückt werden, so dass die ihnen anhaftenden Körnchen dichter an einander zu liegen kommen; an der konvexen Seite sind die Gallertfäden aus einander gezogen und an einzelnen Stellen gerissen, wodurch die Körnchen sich in einzelne Häufchen anordnen, zwischen welchen Lücken entstehen.

Was nun den eigentlichen Bewegungsvorgang anbetrifft, so haben wir uns denselben so zu denken, dass die Gregarine hyaline Gallert- resp. Schleimfäden von klebriger Beschaffenheit ausscheidet, welche bald erstarren; diese Fäden haften an der Fläche, auf welcher die Gregarine sich befindet. Der auf diese Weise gebildete Stiel wird durch fortwährende Ausscheidung von neuen Gallertmassen immer länger, und da er an die Unterlage fixirt ist, muss nothwendigerweise eine Vorwärtsbewegung der Gregarine erfolgen.

Demnach ist die Bewegung der Gregarinen keine aktive, welche durch besondere Bewegungsorgane hervorgerufen wird, sondern ist nur die unmittelbare Folge einer Ausscheidung von sehr zahlreichen zum Theil verklebten gallertigen Fäden, die in ihrer Gesammtheit einen Gallertstiel bilden, an dem die Gregarine gleichsam wie eine Pflanze an ihrem Stiele emporwächst.

Stößt nun die Gregarine bei der Bewegung auf einen Widerstand, wie z. B. auf eine Luftblase, so stellt sie auf kurze Zeit die Bewegung ein; das Protomerit wird an den Gegenstand des Widerstandes angepresst, und der Körper der Gregarine erleidet eine Knickung nach einer Seite. Diese Knickung wird dadurch verursacht, dass die Gregarine in Folge der stetigen Gallertausscheidung nach vorn gedrängt, die Vorwärtsbewegung durch das Hindernis aber aufgehalten wird. Dieser doppelte Druck bewirkt nun die Knickung des elastischen Gregarinenkörpers. Die Gregarine schiebt sich nun an dem Hindernis vorbei, streckt sich wieder gerade aus, und setzt die unterbrochene Bewegung in einer neuen Richtung fort.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Gregarine, ohne auf einen Widerstand zu stoßen, aus unbekannten Gründen aus der geradlinigen Bewegung in eine krummlinige übergeht. In solchen Fällen bemerkt man jedes Mal, wenn die Bewegungsrichtung verändert wird, dass an der einen Seite der Gregarine eine Querfalte auftritt. Diese Querfalte (Einschnürung) kann so stark ausgebildet sein, dass der Körper der Gregarine eine Krümmung erfährt. Diese einseitige Einschnürung oder Verkürzung ist durch Kontraktion besonderer, unterhalb des Ektoplasmas gelegener, cirkulär verlaufender Muskelfibrillen (oder richtiger deren Anastomosen) zu erklären. Über den feineren Bau dieser kontraktilen Elemente wird weiter unten die Rede sein. Die Gregarine wird aus der früheren Bewegungsrichtung nach der Seite hin abgelenkt, auf welcher die Einschnürung am Gregarinenkörper erfolgte. Bleibt die Einschnürung längere Zeit hindurch bestehen, so wird die Bewegung bogenförmig, ja sie kann sogar zu einer spiraligen oder schleifenförmigen werden. Wird die Einschnürung aufgehoben, d. h. die Gregarine wieder gerade gestreckt, so wird die Bewegung von Neuem geradlinig.

Diese Veränderung der Bewegungsrichtung wäre dadurch zu erklären, dass bei der Einschnürung der Gregarine die Gallertfäden nicht mehr gleichmäßig von der ganzen Körperoberfläche ausgeschieden werden.

Auf der Seite, wo die Einschnürung erfolgt, wird die Ausscheidung der Gallertfäden gehemmt, auf der entgegengesetzten Seite dagegen mehr Gallerte ausgeschieden werden. In Folge dieses ungleichmäßigen, so zu sagen einseitigen Wachsthums des Gallertstieles muss der letztere sich krümmen, und die Gregarine nach der einen Seite gebeugt werden, wodurch die Bewegungsrichtung geändert wird.

Einen weiteren Beweis für diese Ausführungen liefert folgender interessante Fall, den ich gelegentlich beobachtet habe. Er betraf die Bewegung zweier in Konjugation begriffener Gregarinen, von denen das vordere Individuum bedeutend größer als das hintere war (Taf. XX, Fig. 3 u. 4). Dieselben lagen nicht in gerader Linie hinter einander, wie dies meist bei den Gregarinen der Fall ist, sondern bildeten einen stumpfen Winkel, wobei das hintere Individuum nicht am hintersten Ende des Deutomerits des vorderen Individuums, sondern etwas seitlich von demselben befestigt war. Sie waren in lebhafter Bewegung begriffen, welche einen bogenförmigen Verlauf zeigte (Taf. XX, Fig. 3 in der Richtung des Pfeiles). Diese Bewegung ist folgendermaßen zu erklären: Denken wir uns die vordere (größere) Gregarine allein in Bewegung, so würde sie durch den hinten austretenden Gallertstiel in der Richtung ihrer Längsachse vorwärts bewegt werden. Da nun die zweite (kleinere) Gregarine sich unter einem Winkel an das Hinterende der vorderen Gregarine ansetzt, so muss sie die Bewegungsrichtung der vorderen Gregarine beeinflussen. Das Hinterende der ersten Gregarine wird nämlich durch den Druck, den die zweite auf dasselbe ausübt, fortwährend nach einer Seite gedrängt werden, woraus naturgemäß eine bogenförmige Bewegung hervorgehen muss, und zwar nach der Seite, von welcher die zweite Gregarine sich unter einem Winkel ansetzt.

Wenn die hier gegebene Erklärung der bogenförmigen Bewegungsrichtung eine richtige ist, so muss diese Bewegung in eine geradlinige übergehen, sobald die beiden Individuen wieder in einer geraden Linie hinter einander lagen. In der That traf dieses bei den beobachteten Gregarinen ein: es erfolgte eine Knickung (Taf. XX, Fig. 4) im Protomerit des hinteren Individuums, wodurch die Längsachsen der beiden Individuen parallel gestellt wurden, und alsbald wurde die Bewegung eine geradlinige.

Was nun die Geschwindigkeit der Bewegung anbelangt, welche selbstredend wieder von der Geschwindigkeit abhängt, mit welcher die Gallerte ausgeschieden wird, so scheinen hier verschiedene Faktoren in Betracht zu kommen. Sie wechselt nicht nur bei verschiedenen Formen und in verschiedenen Medien, sondern auch bei ein und demselben Individuum zu verschiedenen Zeiten. Es fällt nicht schwer dieselbe zu berechnen. So legten Exemplare von Clepsidrina munieri, welche in sehr lebhafter Bewegung begriffen waren, den Weg von 1 mm in drei Minuten zurück; bei mittlerer Geschwindigkeit, welche am häufigsten zu beobachten ist, brauchten sie zu demselben Wege neun bis zehn Minuten, bei langsamer Bewegung bis zu 25 Minuten. Ferner ist noch zu bemerken, dass öfters Individuen, die sich einige Zeit (bis zu zwei Stunden) in lebhafter Bewegung befunden hatten, dieselbe einstellten, ohne dabei zu Grunde zu gehen.

Wenn es demnach keinem Zweifel mehr unterlag, dass die Bewegung der Gregarinen durch Ausscheidung eines Gallertstieles verursacht wird, so war noch die Frage zu entscheiden, woher die Gallerte stammte, und auf welche Weise sie aus dem Körper der Gregarine hervortrat. Bevor ich zur Beantwortung dieser Fragen übergehe, will ich kurz berichten, was ich Neues über den feineren Bau des Gregarinenkörpers ermitteln konnte. Die Untersuchungen wurden an optischen und wirklichen Längs- und Querschnitten, sowie an Oberflächenansichten ausgeführt.

Bekanntlich lassen sich am Körper der Gregarinen eine relativ dicke Ektoplasmaschicht und zähflüssiges, körnchenreiches Entoplasma (Taf. XX, Fig. 8, 10 u. 12 *en*) unterscheiden. Am Ektoplasma selbst unterscheiden wir wieder zwei von einander gesonderte Schichten. Nach außen eine ziemlich dicke, scharf begrenzte und homogene Cuticula oder Pellicula (Taf. XX, Fig. 8 und 12 *c*), welche von der Oberfläche betrachtet die bereits beschriebene Längsstreifung (bestehend aus konvex vorspringenden Rippenstreifen und dazwischen liegenden Furchen) zeigt. Nach innen zu eine etwas stärkere Ektoplasmaschicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *ek*), an welcher ich bei einigen Exemplaren (Taf. XX, Fig. 8 *ek*) einen alveolären Bau beobachten konnte. An der Grenze zwischen Proto- und Deutomerit setzt sich diese letztere Ektoplasmaschicht nach dem Inneren des Gregarinenkörpers fort, und bildet die bekannte Scheidewand (Taf. XX, Fig. 12). Zwischen der Cuticula und dem Ektoplasma kann man bei den meisten Individuen noch eine helle, homogene Schicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *g*) wahrnehmen, welche sich aber nicht in die Scheidewand zwischen Proto- und Deutomerit (Taf. XX, Fig. 12) fortsetzt. Diese Schicht erscheint, wie gesagt, vollkommen homogen, und kann bei den einzelnen Individuen von verschiedener Dicke sein; sie kommt aber der darunter liegenden Ektoplasmaschicht nie an Stärke gleich. Wir werden später auf diese Schicht noch zurückkommen, und ich will nur bemerken, dass man sie an in Bewegung befindlichen Individuen nie vermisst.

Unterhalb des Protoplasmas, dicht an der Grenze des Entoplasmas gewahrt man cirkuläre Fibrillen (Taf. XX, Fig. 8 *m*), welche zuerst von van Beneden bei Porospora gigantea[1] gefunden, und später auch von Schneider (l. c. p. 506—508) bei vier Gregarinenarten, darunter auch bei Clepsidrina munieri beschrieben wurden. van Beneden verglich sie ganz treffend mit den Muskelfibrillen der Infusorien, und beschrieb sie als aus kleinen, hinter einander liegenden, stark lichtbrechenden Körnchen bestehend. Schneider macht keine weiteren Angaben über feinere Strukturverhältnisse, fand aber, dass die Querfibrillen durch Anastomosen mit einander verbunden sind, welche schief zur Längsachse des Körpers verlaufen. Durch diese schief verlaufenden Anastomosen bekommt die Schicht ein netzförmiges Aussehen.

---

[1] E. van Beneden, Sur la structure des Grégarines. Bullet. de l'Acad. royale de Belgique. 2. Série. T. XXXIII. 1872. p. 210—223.

Meine Untersuchungen bestätigen die Befunde von Schneider, doch gelang es mir noch Näheres über den feineren Bau der Fibrillen und ihrer Anastomosen zu ermitteln. Betrachtet man die Fibrillen in der Oberflächenansicht an etwas gepressten, jedoch lebenden Gregarinen, so kann man namentlich an den über dem durchsichtigen Kern liegenden Partien Folgendes erkennen: Die Fibrillen verlaufen in engen, scharf umrandeten und wahrscheinlich von einer flüssigen Masse erfüllten Kanälen (Taf. XX, Fig. 9 *a* und *b*); es sind helle, auf Querschnitten (Taf. XX, Fig. 12 *m*) kreisrunde Gebilde, welche durch querverlaufende, stärker lichtbrechende Scheidewände in hinter einander liegende Abschnitte (Taf. XX, Fig. 9 *a*) eingetheilt werden. Bei hoher Einstellung (Taf. XX, Fig. 9 *b*) zeigen sie gleichmäßig alternirende hellere und dunklere Partien, und können den Eindruck hervorrufen, als bestünden sie aus einer Reihe von Körnchen. Dieser eben beschriebene Bau erinnert lebhaft an denjenigen der Muskelfibrillen oder Myoneme, welche seiner Zeit von Bütschli und mir bei Stentor coeruleus näher untersucht und beschrieben wurden. Über die Funktion dieser Muskelfibrillen haben wir bereits oben bei der Beschreibung der Bewegungsphänomene gesprochen. Die einseitige Knickung des Gregarinenkörpers, welche die Änderung der Bewegungsrichtung hervorruft, würde hauptsächlich der partiellen Kontraktion der Anastomosen zuzuschreiben sein, wobei die Querfibrillen auf der einen Körperseite einander genähert werden.

Wir kommen nun auf die oben erwähnte, dünne, homogene, zwischen Cuticula und Ektoplasma gelegene Schicht zu sprechen. Übt man auf in Bewegung befindliche Gregarinen einen Druck vermittels des Deckglases aus, so hat dieses ein baldiges Absterben der Thiere zur Folge. Hierbei lässt sich eine merkwürdige Erscheinung beobachten: zuerst beginnen am Protomerit kleine Bläschen resp. Tröpfchen auszutreten, und zugleich wird die Bewegung der Gregarine eine langsamere. Bald darauf verbreitet sich das Austreten der Tröpfchen über die ganze Oberfläche der Gregarine (Taf. XX, Fig. 2), die Bewegung wird ganz eingestellt, und das Thier geht in kurzer Zeit zu Grunde. Die Tröpfchen sind vollkommen homogene Gebilde, genau wie die zuvor ausgeschiedenen Gallertfäden, und sind wie diese bei mittelstarken Vergrößerungen nur in gefärbten Medien sichtbar. Sie treten als ganz kleine Bläschen an der Oberfläche von Gregarinen auf und erreichen dann durch Quellung oft das Sechsfache des Durchmessers an Größe. Die Tröpfchen bilden eine dichte Schicht, welche die Gregarine allseitig umgiebt, und eine schaumige Beschaffenheit zeigt. In den Knotenpunkten des Schaumes liegen Karminkörnchen suspendirt. Die Tröpfchen zeigen dasselbe optische Verhalten wie die Gallertfäden, und werden wie diese durch Methylviolett gefärbt.

Dieses Verhalten lässt darauf schließen, dass die Tröpfchen aus derselben Substanz bestehen, wie die Fäden, nur dass diese Substanz beim Absterben der Gregarine in anderer Form, nämlich als Tropfen ausgeschieden wird. Von Wichtigkeit ist nur der Umstand, dass, sobald eine größere Anzahl Tropfen aus der Gregarine ausgetreten ist (also etwa nach einer halben Stunde), die helle, homogene Schicht, von der oben die Rede war, zusehends dünner wird, und manchmal nach einigen Stunden völlig verschwindet, was ich direkt beobachten konnte.

Diese Erscheinung kann wohl als Beweis dafür gelten, dass die Gallertfäden von der zwischen Cuticula und Ektoplasma gelegenen Schicht (Taf. XX, Fig. 8, 10 und 12 *g*) herstammen, und zwar als äußerst dünne Gebilde, die wohl erst nachträglich durch Quellung an Dicke zunehmen, worauf sie dann erstarren.

Es bleibt noch die eine Frage zu beantworten, auf welche Weise die Fäden durch die Cuticula hindurchtreten. Es lag ziemlich nahe anzunehmen, dass dieses Heraustreten durch besondere in den Furchen liegende Poren geschähe. Da nun weder auf optischen Längsschnitten, noch an Oberflächenbildern derartige Poren wahrzunehmen waren, so suchte ich durch Betrachten von wirklichen Quer- und Längsschnitten ihre Existenz nachzuweisen. Auf sehr dünnen Querschnitten von 1—3 μ Dicke durch gut konservirte und gefärbte Gregarinen konnte ich auch ganz schmale, porenartige Kanäle (Taf. XX, Fig. 10 *p*) beobachten, welche die Cuticula (*c*) ihrer ganzen Dicke nach durchsetzten und in die darunter liegende Gallertschicht (*g*) führten. Auf Längsschnitten aber (Taf. XX, Fig. 12) waren derartige Kanäle nur sehr selten, und dann auch meist undeutlich zu sehen. Gewöhnlich erschien die Cuticula (*c*) vollkommen homogen. Ich vermuthe daher, dass wir es hier nicht mit einzelnen Öffnungen, d. h. Poren zu thun haben, sondern eher mit längsverlaufenden engen Spalten. Diese Annahme wird auch durch die Betrachtung dünner Flächenschnitte durch die Cuticula (Taf. XX, Fig. 11) bestätigt.

Wir können daher annehmen, dass sich am Grunde der Furchen Längsspalten in die Cuticula einsenken, die bis zur Gallertschicht reichen und durch welche die Gallerte austritt. Leider ist es mir nicht gelungen die Ursachen zu ermitteln, welche nach dem Austreten der Gallerte die Bildung von Fäden bewirken. Es muss dies späterer Forschung überlassen werden.

Wie wir es auch im übrigen Thierreiche beobachteten, wo eine ununterbrochene Arbeitsleistung, in unserem Falle der Fortbewegung dienend, zur völligen Erschöpfung des Individuums führen würde, was dann eine Unterbrechung der Bewegung zur Folge haben müsste, so sehen wir auch bei den Gregarinen, dass die Bewegung mit Ruhepausen abwechseln muss. Sobald die Substanz der Gallertschicht verbraucht ist, wird die Gregarine so lange in Ruhe verharren müssen, bis wieder ein neuer Vorrath von Gallerte sich angesammelt hat.

Heidelberg, im Februar 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Fig. 1—9 sind nach lebenden Exemplaren von Clepsidrina munieri gezeichnet, Fig. 10—12 nach Schnitten. Die Vergrößerungen sind in Zahlen jeder Figur beigefügt.

Bedeutung der Buchstaben:

c, Cuticula; *ek*, Ektoplasma; *en*, Entoplasma; *f*, Längsfurchen; *g*, Gallertschicht; *gf*, Gallertfäden; *m*, Muskelfibrillen (Myoneme); *p*, Poren; *r*, Rippenstreifen.

Fig. 1. In Bewegung begriffene Gregarine, welche in fein zerriebener Tusche eine Gallertspur hinterlässt. 100.

Fig. 2. Im Absterben begriffene Gregarine mit in Tröpfchenform allseitig austretender Gallerte. 100.

Fig. 3. Zwei in Konjugation befindliche Gregarinen in bogenförmiger Bewegung. 100.

Fig. 4. Dieselben in geradliniger Bewegung, nachdem das Protomerit des hinteren Individuums eine Knickung erfahren hat. 100.

Fig. 5. Hinteres Ende einer in Bewegung begriffenen Gregarine (in Sepia). 400.

Fig. 6. Hinteres Körperende in Polaransicht den Verlauf der Furchen zeigend. 1000.

Fig. 7. Hinteres Körperende der Gregarine — die Rippenstreifen (*r*) und die dazwischen liegenden Furchen (*f*), sowie das Austreten von Gallertfäden (*gf*) zeigend. 3000.

Fig. 8. Oberflächenansicht einer Gregarine; man sieht das Ektoplasma, die Muskelfibrillen (*m*) und deren Anastomosen. 1500.

Fig. 9. Feinerer Bau der Muskelfibrillen; Stück einer Muskelfibrille. *a* bei tiefer, *b* bei hoher Einstellung. 3000.

Fig. 10. Dünner Querschnitt durch die Gregarine, mit deutlichen Poren (*p*) in der Cuticula (*c*). 2000.

Fig. 11. Oberflächenschnitt durch die Cuticula. 2500.

Fig. 12. Längsschnitt einer Gregarine in der vorderen Körperregion, Protomerit und Deutomerit zeigend. 2000.

Tafel XXI.

Photographische Aufnahmen. Fig. 1—4 nach lebenden Exemplaren, Fig. 5 u. 6 nach Präparaten.

Fig. 1. In Bewegung begriffene Gregarine (in fein zerriebenem Karmin). Man sieht den Gallertstiel, an dem die Gregarine sitzt. Senkrecht zu ihm die Bewegungsspur einer anderen Gregarine. Obj. a_2, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 30.

Fig. 2. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. Im Gallertstiel sieht man zwei dunkle Streifen, entstanden durch Verklebung von Gallertfäden, denen Karminkörnchen anhaften. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

Fig. 3. In Bewegung begriffene Gregarine (in Sepia). Der Gallertstiel hebt sich deutlich von dem umgebenden Medium ab. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

Fig. 4. Spur einer in bogenförmiger Bewegung begriffenen Gregarine; die Anordnung der Körnchenansammlungen auf der konvexen und der konkaven Seite zeigend. Obj. A, Proj. Oc. 2. Vergr. ca. 100.

Fig. 5. Einzelne Gallertfäden mit daran haftenden Karminkörnchen. Färbung mit Methylviolett. Glycerin. Obj. homog. Immers. Apochr. 3 mm. Proj. Oc. 4. Vergr. ca. 800.

Fig. 6. Dünner Querschnitt durch die Gregarine. In der Mitte der etwas geschrumpfte Kern; die Poren in der Cuticula sieht man besonders deutlich auf der rechten Seite des Querschnittes, da bei der photographischen Aufnahme auf diese Stelle eingestellt wurde. Obj. homog. Immers. Apochr. 2 mm, Oc. 8. Vergr. ca. 1500.

Die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus Grube.

Von

Dr. **Richard Hesse,**
Assistent am Zoologischen Institute in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institute in Tübingen.)

Mit Tafel XXII.

Anfangs April dieses Jahres bekam ich durch die Güte des Herrn H. Fischer am kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart eine Anzahl von Lumbriculus variegatus Grube, welche derselbe in einem kleinen, mit Laub und verfilztem Gras erfüllten Tümpel auf dem Frauenkopf bei Stuttgart gesammelt hatte. Unter diesen fand ich einige, welche sich durch ein Paar Anschwellungen an der Bauchseite des achten Segmentes und durch die weiß durchschimmernden gefüllten Samensäcke als geschlechtsreif erkennen ließen. Die Ergebnisse, welche ich bei der Untersuchung der Geschlechtsorgane dieser Thiere bekam, lasse ich hier folgen.

Die ersten Beschreiber wissen von den Geschlechtsorganen von Lumbriculus nichts zu berichten; bei Grube (4) findet sich nur die negative Angabe: »vulvae nullae«; er meint damit offenbar äußere Anschwellungen an den Geschlechtsöffnungen, wie bei Lumbricus. — Claparède (3) beschreibt die Geschlechtsorgane eines von ihm als Lumbriculus bezeichneten Wurmes; doch hat Vejdovský (5) nachgewiesen, dass die von Claparède beschriebene Wurmspecies nicht mit dem Lumbriculus variegatus Grube's übereinstimmend ist, sondern einer besonderen Gattung angehört; er hat sie Claparedilla meridionalis benannt. Meine Befunde bestätigen dies vollkommen: der Geschlechtsapparat von Lumbriculus unterscheidet sich beträchtlich von dem der Claparedilla. — Bülow (2) hat unter mehr als tausend Exemplaren von Lumbriculus nur zwei mit deutlich entwickelten Geschlechtsorganen gefunden, »wie sich aus den papillenförmig vorspringenden Mündungen der Receptacula seminis und der weißlichen Farbe der nächstfolgenden Segmente ergab«. Doch hat er diese Organe leider nicht näher untersucht. Vejdovský (6) endlich fand nur einmal geschlechtlich entwickelte Exemplare; er verzeichnet an ihnen vier Paare Samentaschen (Receptacula seminis) im 8., 10., 11. und 12. Segmente, von denen das erste oder auch die beiden ersten Paare mit Spermatozoen gefüllt waren; im 9. Segment fand er eine unpaare Eiweißdrüse; er bildet seine Befunde in Fig. 16 seiner Taf. XII ab. Außerdem spricht er auch von den Eiern und der Eireifung bei Lumbriculus. In einer Anmerkung auf p. 150 des letzteren Werkes (6) berichtigt Vejdovský diese Angaben dahin, dass sich im 8. Segment voluminöse, mit ausstülpbarer Penisröhre versehene Atrien, nicht aber Receptacula seminis finden; sonst zeichnet Lumbriculus sich durch zwei Paare Eileiter aus, die im 10. und 11. Segment, weit vor den Bauchborsten, sich nach außen öffnen. Die genaueren Mittheilungen über die Lumbriculus-Geschlechtsorgane, welche Vejdovský hier verspricht, sind noch nicht erschienen.

Es geht aus dem Allen hervor, wie selten geschlechtsreife Exemplare von Lumbriculus zu finden sind. Auch ich fand unter etwa hundert Exemplaren nur drei, welche entwickelte Geschlechtsorgane zeigten. Die Entwicklung der letzteren war schon so weit, dass alle Theile vorhanden waren: doch war die Ausbildung im Einzelnen noch nicht ganz vollendet: der Samenausführungsgang hatte noch kein deutliches Lumen, die Trichter noch kein Flimmerepithel, reife Eier waren noch nicht vorhanden, die Receptacula seminis noch nicht mit Samen gefüllt. Vejdovský bekam Ende April 1876 geschlechtsreife Würmer, deren Geschlechtsorgane schon in Degeneration begriffen waren. Hält man diese Angabe mit der meinen zusammen, so wird es wahrscheinlich, dass gerade die Frühlingsmonate, etwa März und April, es sind, wo die Geschlechtsreife eintritt.

Bei äußerer Betrachtung der geschlechtsreifen Thiere bemerkt man an der Bauchseite des 8. Segmentes, dicht hinter den ventralen Borstenpaaren des letzteren, zwei ziemlich starke Anschwellungen; auf diesen Papillen befinden sich die männlichen Geschlechtsöffnungen. Ferner zeigen sich vom 9. Segmente an zwei weißliche breite Streifen, welche zu beiden Seiten der als schmaler Streifen durchschimmernden Bauchganglienkette liegen und bei dem einen meiner Exemplare auf der einen Seite bis ins 16., auf der anderen bis ins 13. Segment reichen; diese durchschimmernden Organe sind die Samensäcke[1]. Ein Clitellum ist nicht wahrzunehmen.

Die genauere mikroskopische Untersuchung der Geschlechtsorgane ergiebt Folgendes: es ist ein Paar Hoden vorhanden; dieselben liegen im 8. Segmente; in demselben Segmente liegen die Samentrichter, an welche sich die Samenleiter ansetzen; diese münden

---

[1] Bülow (2) hat beides gesehen; zwar spricht er von den »papillenartig vorspringenden Mündungen der Receptacula seminis«, wobei er keine Zahl angiebt — Receptacula seminis aber sind vier Paar vorhanden — doch erwähnt er weiter die »weißliche Farbe der nächstfolgenden Segmente«, was an der Übereinstimmung seiner Beobachtung mit der meinigen keinen Zweifel lässt, da die Samensäcke, welche die weiße Farbe hervorrufen, gleich hinter dem 8. Segmente beginnen; die Receptacula seminis aber liegen weiter hinten.

in ein Paar geräumiger Atrien; die Atrien liegen ebenfalls im 8. Segmente. Das Septum zwischen 8. und 9. Segment ist zu paarigen Samensäcken ausgestülpt, welche sich weit nach hinten erstrecken. Die Eierstöcke sind in zwei Paaren vorhanden, und zwar liegt je eines im 9. und 10. Segmente; die zugehörigen kleinen Eileiter liegen in den gleichen Segmenten und münden in den Intersegmentalfurchen 9/10 und 10/11. Von Receptacula seminis finden wir vier Paare, und zwar je eines im 10., 11., 12. und 13. Segment[1].

Die Hoden (Fig. 1 *h*) sind lappenförmig verzweigte Körper, welche der Vorderwand des 8. Segmentes ansitzen, rechts und links von der Bauchganglienkette. Sie bestehen aus Keimzellen, zwischen denen ich kein bindegewebiges Stroma wahrnehmen konnte. Auch vermochte ich einen Überzug des Hodens durch das Peritoneum nicht zu entdecken. Überall im Hoden, ohne Regelmäßigkeit der Vertheilung, finden sich Kerntheilungen.

Die von dem Hoden abfallenden reifen Samenmutterzellen liegen zunächst in dem 8. Segment (Fig. 1 *sz*); durch den bei Vermehrung dieser Zellen entstehenden Druck werden Theile der Hinterwand des Segmentes als Samensäcke ausgestülpt (Fig. 1 *ss*); diese Samensäcke sind paarig; je nach der Menge der sich entwickelnden Samenzellen reichen dieselben verschieden weit nach hinten. Ihr Inhalt, die sich entwickelnden Samenzellen, geben ihnen ein weißliches Ansehen; so scheinen sie durch die Körperwandung durch und lassen sich von außen erkennen, wie ich schon oben angab.

Die Samentrichter (Fig. 1 *st*), welche die reifen Spermatozoen aufnehmen und durch die Samenleiter nach außen befördern, liegen den Hoden gegenüber an der Hinterwand des 8. Segmentes. Die Samenleiter durchbohren, wie ich verfolgen konnte, die Hinterwand nicht, sondern verbleiben in ihrem ganzen Verlaufe im 8. Segment. Samentrichter und Samenleiter waren noch nicht fertig entwickelt an den von mir untersuchten Exemplaren: ihr Epithel trug noch keine Wimpern, am Samenleiter konnte ich noch kein Lumen erkennen. Die Einmündung des letzteren in das Atrium vermochte ich nicht mit vollkommener Sicherheit zu verfolgen; doch glaube ich nach meinem Präparate annehmen zu können, dass dieselbe ziemlich weit unten erfolgt, wie ich es in Fig. 1 dargestellt habe.

---

[1] Das Verdienst, die Atrien und Eileiter zuerst gesehen zu haben und somit auch das Vorhandensein eines Paares Hoden und zweier Paare Eierstöcke wahrscheinlich gemacht zu haben, gebührt Vejdovský. Doch muss seine Angabe, dass die Eileiter im 10. und 11. Segment münden, in obiger Weise berichtigt werden. Die Receptacula seminis im 13. Segment hat er nicht gesehen.

Die beiden Atrien (Fig. 1 *a*) liegen in der Mitte zwischen Hoden und Samentrichter und sind ziemlich große Säcke mit weitem Lumen; sie münden mit enger Öffnung hinter den Bauchborstenpaaren. Ihre Wandung besteht aus vier Schichten: 1) einem inneren, flachen, nicht wimpernden Epithel, das wohl eine Fortsetzung des Körperepithels ist (Fig. 4 *epa*); 2) einer Ringmuskellage (Fig. 4 *rm'*); 3) einer Längsmuskellage (Fig. 4 *lm'*) und 4) einer Lage von Zellgebilden, über deren Natur ich zweifelhaft bin. Dieselben sind theils niedrig, theils gestreckt, und ich möchte sie zunächst für Plasmatheile der beiden Muskelzellschichten halten, in dem Sinne, dass wir es hier, wie fast überall bei den Oligochaeten, mit nematoiden Muskelzellen zu thun haben, welche aus einem kontraktilen, oft mit innerem Plasmarest versehenen Muskeltheil und einem kernhaltigen, mit jenem Plasmarest zusammenhängenden Plasmatheil bestehen. Dem steht die andere Möglichkeit gegenüber, dass wir hier einzellige Drüsen vor uns haben; dafür spricht das Auftreten der Zellen in Bündeln, wie auf Fig. 4 bei *dz*; auch habe ich bisweilen einen feinen Fortsatz einer Zelle bis ziemlich tief in die Ringmuskellage verfolgen können, allerdings nie ganz durch dieselbe hindurch; eben so wenig vermochte ich Ausmündungen der Drüsenzellen zwischen den Epithelzellen des Atriums zu beobachten, was freilich bei der Schwierigkeit einer solchen Beobachtung nicht zu verwundern ist. Außerdem finde ich bei der Beschreibung der Atrien verwandter Oligochaeten, wie Claparedilla, Rhynchelmis, Stylodrilus und Trichodrilus stets Drüsen erwähnt, nie aber Muskellagen, wie wir sie hier sehen. Vielleicht liegt das Richtige in der Mitte: wir haben hier sowohl Drüsenzellen — die über die übrigen sich erhebenden Zellbündel — als auch Plasmatheile von Muskelzellen.

Die Ringmuskellage überzieht das ganze Atrium und scheint unten in die Ringmuskellage des Leibesschlauches überzugehen; die Längsmuskellage jedoch konnte ich in den untersten Theilen nicht wahrnehmen. Erstere übertrifft die letztere auch bedeutend an Dicke, wie Fig. 4 zeigt. Offenbar dient die starke Muskulatur des Atriums dazu, den durch die Samenleiter in dieses gelangten Samen mit Kraft auszuspritzen.

Die Mündung der Atrien zeichnet sich durch eine besondere Eigenthümlichkeit aus. Hier werden nämlich die Epithelzellen außerordentlich hoch und schmal (Fig. 3 *epa'*): sie erreichen bei einer Breite von 1,65 μ eine Höhe von 30 μ, während die Zellen des Körperepithels nur etwa 19 μ, die des Atriumepithels gar nur 5,5 μ hoch sind. Die so entstehenden Zellenpolster verengern den Eingang des Atriums zu einem ganz feinen Kanale.

Die Atrien von Lumbriculus sind ziemlich abweichend gebaut von denen der verwandten Gattungen. Bei den meisten von diesen (Stylodrilus, Claparedilla, Phreatothrix, Rhynchelmis) finden wir Atrien, die als direkte Fortsetzungen der Samenleiter erscheinen: ihr Lumen ist nicht oder nur wenig weiter als bei diesen und eben so wie dort mit einem Wimperepithel ausgekleidet. Nur das Atrium von Trichodrilus Allobrogum Clap. hat ein weiteres Lumen und kugelförmige Gestalt, ja Claparède's Zeichnung [(2) Taf. III, Fig. 6] weist sogar auf eine Muscularis hin, wenn auch im Text eine solche nicht erwähnt ist[1]. Eine Muskellage in der Wand des Atriums erwähnt Beddard bei Phreodrilus.

Der männliche Apparat von Lumbriculus weicht in einem wesentlichen Punkte von dem der übrigen Lumbriculiden ab: wir haben hier nur ein Paar Hoden — während wir bei allen anderen Gattungen zwei Paare haben — und dem entsprechend auch nur ein Paar Samenleiter; und zwar entspricht das Hodenpaar unseres Wurmes dem hinteren Paare bei jenen, da es in demselben Segmente wie das Atrium liegt. Ein weiterer Unterschied ist der, dass der Samenleiter nicht, wie Claparède und Vejdovský es von den anderen Lumbriculiden darstellen, erst die Hinterwand des Segmentes durchbohrt und dann wiederum in das Segment zurücktritt, sondern dass derselbe in seiner ganzen Erstreckung im Hodensegmente verläuft.

Die Eierstöcke (Fig. 1 *ov*) sitzen, in gleicher Lage wie die Hoden, dem vorderen Septum des 9. und 10. Segmentes zu beiden Seiten der Bauchganglienkette an. Nach der Beschaffenheit ihrer Zellen lassen sich an ihnen drei verschiedene Zonen unterscheiden, wie ich solche auch bei anderen Oligochaeten nachgewiesen habe: ihrem Ansatze zunächst die Zone der Keimzellen (Fig. 1 *kz*), darauf folgend die Zone der Kerntheilungen (Fig. 1 *ktz*), welche sich quer durch die Keimdrüse zieht, und jenseits von dieser die Zone der Eizellen (Fig. 1 *ez*). Ein bindegewebiges Stroma konnte ich in den Eierstöcken nicht nachweisen; allerdings zeigen sich an der Spitze des Ovars, da wo die größten und am weitesten entwickelten Eizellen liegen, zwischen diese eingepresst andere Zellen mit langgestreckten, stark färbbaren Kernen, die man ihrer Gestalt und Lage nach wohl für Stromazellen halten könnte (Fig. 1). Doch da diese Zellen am Beginn der Eizellenzone fehlen und erst da auftreten, wo die Eizellen bedeutendere Größe erlangt haben, so liegt die Vermuthung nahe, dass sie mit diesen gleichen Ursprungs sind, und dass sie zurückgebildet sind, während die Eizellen auf ihre Kosten sich vergrößert haben.

---

[1] Vejdovský, der als Erster das Atrium gefunden hat, schildert es in zutreffender Weise als »voluminös«; doch kann ich seine Angabe, dass es mit ausstülpbaren Penisröhren versehen sei, nicht bestätigen.

Die Eierstockssegmente bieten bei einer gewissen Größe der Eierstöcke nicht mehr hinreichenden Platz für dieselben, und so nehmen diese noch einen Theil des folgenden Segmentes ein, indem sie den oberen Theil der Hinterwand ihres Segmentes vor sich herdrängen und nach hinten sackartig ausstülpen. Der Theil der Eierstöcke, welcher in das folgende Segment eindringt, erscheint dann von einer deutlichen Zellmembran überzogen (Fig. 1 *pt*), die eine Fortsetzung des Peritoneums dieses Segmentes ist. Im Übrigen konnte ich an den Eierstöcken keine Spur von einem peritonealen Überzuge wahrnehmen.

Wie die Entwicklung der Eier bis zur Reife vor sich geht, kann ich nicht angeben. So weit ich sehen konnte, sind die Umwandlungen der Eizellen denen bei anderen Oligochaeten gleich; dass das Wachsthum wahrscheinlich auf Kosten ursprünglich gleichberechtigter Zellen geschieht, habe ich schon ausgeführt. Weiter habe ich gesehen, dass die Eier bis zu einer ziemlichen Größe am Eierstock haften bleiben, ohne sich abzulösen (Fig. 1 *e*). Ob die Peritonealsäcke, in welchen die Spitzen der Eierstöcke liegen, sich später noch zu Eiersäcken erweitern, oder ob sie durch die reifenden Eier gesprengt werden, vermag ich nicht zu sagen.

Die Eileiter liegen den Ovarien gegenüber an der Hinterwand des Segmentes und münden, ohne das Septum vorher zu durchbohren, in den Intersegmentalfurchen 9/10 und 10/11, in der Höhe der ventralen Borstenreihe. Sie sind wenig groß, und gleichen in ihrem Baue denen, die Claparède (3) und Vejdovský (5 u. 6) von den übrigen Lumbriculiden beschreiben. Der Trichter ist nicht sehr weit, an seinem unteren Rande etwas zurückgeschlagen; der Ausführungsgang ist kurz und in der Mitte ein wenig bauchig erweitert. Die Epithelzellen des Trichters sind schlank cylindrisch, die des Ausführungsganges sind flach. Bei den von mir untersuchten Thieren konnte ich noch keine Wimpern an dem Epithelbelag des Trichters und Ausführungsganges bemerken.

Zu dem weiblichen Geschlechtsapparat zählen noch die Receptacula seminis. Dieselben sind in vier Paaren vorhanden und befinden sich in den Segmenten 10, 11, 12 und 13[1]; sie münden ein wenig hinter der Mitte des Segmentes, hinter dem Umkreis, auf welchem die Borsten stehen, und zwar fand ich die Mündung meist 80—90 μ dorsalwärts von der Seitenlinie (Fig. 2); einmal lag sie nur 35 μ über dieser, ein anderes Mal in derselben. Betreffs der Lage der Receptacula seminis habe ich einmal noch eine andere Abweichung gefunden: es waren in einem Segment drei Receptacula vorhanden, indem auf der einen Seite zwei solche über einander, anstatt nur eines, auf demselben Umkreise lagen, und zwar das untere wie gewöhnlich 85 μ über der Seitenlinie, das obere 200 μ über derselben.

---

[1] Wie schon oben erwähnt, hat Vejdovský nur drei Paare Receptacula seminis gefunden, da er das eine der ursprünglich angegebenen vier Paare als Atrium erkannte. Es ist somit wahrscheinlich, dass das Auftreten des vierten Paares nicht konstant ist.

Die Receptacula seminis waren noch nicht fertig ausgebildet; das Lumen der länglich birnförmigen Blase selbst war noch ziemlich eng, der Ausführungsgang zeigte kein deutliches Lumen (Fig. 2). Die Wandung wird gebildet von einem sehr hohen Cylinderepithel (Fig. 5), dessen Kerne sehr nahe der Zellenbasis liegen; Flimmerhaare konnte ich an den Zellen nicht bemerken. Die Receptacula sind außen vom Peritoneum überzogen (Fig. 2 u. 5 *pt*). Sie enthielten keine Samenzellen, doch fand ich anderen Inhalt: einige Zellen mit stark färbbarem Kerne, die wohl als Lymphkörperchen aufzufassen sind, und einige andere Gebilde, welche wie Schleimklümpchen aussehen (Fig. 5). Von dem Atrium unterscheiden sich die Receptacula seminis auf das deutlichste durch das Fehlen der Muskellagen und der Drüsen sowie durch ihr hohes Epithel.

Der weibliche Geschlechtsapparat bietet ein besonderes Interesse durch das Vorkommen zweier Eierstockpaare, wie es sich sonst nur bei wenigen Oligochaeten findet; nach Beddard's (1) Zusammenstellung sind dies Phreoryctes, Eudrilus und Perichaeta[1]. Bei Lumbricus fand Bergh ausnahmsweise überzählige Ovarien im 14., bei Allolobophora Woodward einmal sogar im 12. und 14. bis 18. Segmente. Da das Hodenpaar von Lumbriculus dem zweiten Hodenpaar der verwandten Arten entspricht, so muss das darauf folgende, also das vordere der beiden Eierstocksegmente dem einzigen Paare bei diesen gleichwerthig sein.

Im 10. und 11. Segmente fand ich die zu den beiden Eierstocksegmenten gehörigen Segmentalorgane, jedoch nicht die Wimpertrichter derselben. Im 9. Segmente jedoch fand ich keine Segmentalorgane[2].

---

[1] Beddard (1) citirt fälschlich, dass Bergh (Geschlechtsorgane des Regenwurms, diese Zeitschr., Bd. XLIV) bei Lumbricus im 12. Segment eine rudimentäre Keimdrüse gefunden habe; Bergh fand solche nur im 14. Segment. — Den Hinweis auf die angeführte Arbeit Beddard's verdanke ich der Güte des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Ehlers, dem ich auch hier dafür bestens danke.

[2] Dies fand vor mir schon Vejdovský (6, p. 150 Anm.). Er weist dort auch darauf hin, wie wichtig für die Morphologie der exkretorischen und Geschlechtsröhren die Thatsache ist, dass in demselben Segmente Receptacula seminis und Segmentalorgane vorhanden sind.

Ein Clitellum konnte ich, wie bei der äußeren Untersuchung, so auch auf Schnitten nicht bemerken. Es zeigte sich keine irgend wahrnehmbare Vermehrung der Drüsenzellen noch eine Erhöhung des Epithels in der Gegend der Geschlechtssegmente, auch nicht vor oder hinter denselben.

Wir sehen also, dass Lumbriculus in Bezug auf seine Geschlechtsorgane eine ganz eigenartige Stellung einnimmt. In dem Vorhandensein eines großen Atriums am Ende der Samenleiter, in der Kleinheit und Lage der Eileiter finden wir einen vollkommenen Anschluss an die übrigen Lumbriculiden; die Zahlenverhältnisse jedoch weichen von den dort vorhandenen ab.

Tübingen, im Mai 1894.

Angabe der angeführten Werke.

1. Frank E. Beddard, Researches into the Embryology of the Oligochaeta. No. 1. On certain Points in the Development of Acanthodrilus multiporus. in: Quart. Journ. of Micr. Science. N. S. Vol. XXXIII. p. 497—540.
2. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus, nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX. p. 64—96.
3. E. Claparède, Recherches anatomiques sur les Oligochètes. in: Mémoires de la Soc. de Phys. et d'Hist. Nat. de Genève. T. XVI. II^e^ Partie. Genève 1862.
4. E. Grube, Über den Lumbriculus variegatus Müller's und ihm verwandte Anneliden. in: Wiegmann's Archiv für Naturgesch. 10. Jahrg. Bd. I. 1844. p. 198—216.
5. F. Vejdovský, Anatomische Studien an Rhynchelmis Limosella Hoffm. (Euaxes filirostris Grube). Diese Zeitschr. Bd. XXVII. p. 322—361.
6. Derselbe. System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXII.

Alle Figuren beziehen sich auf Lumbriculus variegatus.

Fig. 1. Senkrechter Längsschnitt durch die Geschlechtssegmente, seitlich von der Medianebene. Vergr. 85fach. *VIII—XI*, 8. bis 11. Segment; *ep*, Körperepithel; *rm*, *lm*, Ring-, Längsmuskellage; *pt*, Peritoneum; *h*, Hoden; *st*, Samentrichter; *a*, Atrium; *sz*, Samenzellen in verschiedenen Entwicklungsstufen; *ss*, Andeutung der Kontouren der Samensäcke, der Inhalt ist nicht eingezeichnet; *ov*, Eierstock; *kz*, *ktz*, *ez*, Zone der Keimzellen, der Kerntheilungen, der Eizellen; *e*, in der Entwicklung weiter vorgeschrittene Eizelle; *el*, Eileiter; *b*, Borste.

Fig. 2. Querschnitt durch die Mitte des 12. Segmentes mit den Receptacula seminis *rs.* Vergr. 100fach. *sl,* Seitenlinie; *bstg,* Bauchganglienkette; *bg,* Blutgefäß; ***lm, rm, pt*** wie in Fig. 1.

Fig. 3. Mündung des Atriums. Vergr. 400fach. *ep,* Körperepithel; *epa,* Epithel des Atriums; *epa′,* verlängerte Epithelzellen an der Mündung des Atriums; *rm′,* Ringmuskellage des Atriums.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Wandung des Atriums. Vergr. 400fach. *epa,* Epithel des Atriums; *lm′, rm′,* Längs-, Ringmuskellage des Atriums; *dz,* Drüsenzellbündel.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Receptaculum seminis. Vergr. 400fach. Im Inneren Lymphkörperchen und Schleimklümpchen; *pt,* Peritoneum.

Die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursachen bei Ringelnatterembryonen.

Von

Jonathan Zenneck.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel XXIII.

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut Tübingen verfertigt. Ich bin meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Eimer, zu sehr großem Danke verpflichtet für die Anregung zu der Arbeit und das rege Interesse, welches er derselben stets entgegengebracht hat. Besonderen Dank schulde ich Herrn Dr. Hesse, der mich seiner Zeit auf die rothen Linien und Punkte der Ringelnatterembryonen aufmerksam machte, für die freundliche Unterstützung in allen technischen und sachlichen Fragen.

Litteraturverzeichnis.

I. Dr. G. H. Theodor Eimer, a) Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerulea. Leipzig 1874. — b) Über das Variiren der Mauereidechse. Berlin 1881. — c) Über die Zeichnung der Thiere. I. Säugethiere. a) Raubthiere. Zool. Anzeiger 1882, 1883, 1884. — d) Über die Zeichnung der Vögel u. Säugethiere. Württembergische Jahreshefte. 1883. — e) Bruchstücke aus Eidechsenstudien. Humboldt 1883. — f) Über die Zeichnung der Thiere. I, II, III, IV, V, VI. Humboldt 1885, 1886, 1887, 1888. — g) Über die Zeichnung der Vogelfedern. Humboldt 1887. — h) Die Verwandtschaftsbeziehungen der Raubthiere. Humboldt 1890. — i) Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.

II. Dr. phil. Franz Werner, a) Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen. Wien 1890. — b) Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. Zool. Jahrb. Bd. VI. Abth. für Syst. — c) Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. Zool. Jahrb. Bd. VII. Abth. für Syst.

III. Dr. Heinrich Rathke, Entwicklungsgesch. der Natter (Coluber natrix). Königsberg 1839.

IV. Dr. C. K. Hoffmann, Schlangen u. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abth. III.
V. Dr. G. Schwalbe, »Über den Farbenwechsel winterweißer Thiere«, ein Beitrag zur Lehre vom Haarwechsel und zur Frage nach der Herkunft des Hautpigmentes. Morphol. Arbeiten. Bd. II. 1893.

Die angegebenen Werke sind im Folgenden mit den Nummern citirt, unter denen sie hier aufgezählt sind.

Man sollte denken, dass die Zeichnung der Wirbelthiere schon längst von der Wissenschaft zu dem Gegenstande des eingehendsten Studiums gemacht worden wäre, da ja die Zeichnung neben der Form dasjenige ist, was an jedem Thiere unmittelbar ins Auge fällt. In Wirklichkeit ist dies durchaus nicht der Fall. Wenn in der älteren Litteratur die Zeichnung überhaupt berücksichtigt wird, so geschieht es meist im Dienste der Systematik, jedenfalls geht die Berücksichtigung kaum über die Stufe der bloßen Beschreibung hinaus. In den letzten Jahren ist darin eine wesentliche Wendung eingetreten; durch das Werk von Professor Eimer »Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse«, welches eine Bearbeitung der Varietäten von Lacerta muralis nach ganz neuen Gesichtspunkten enthält, hat die Behandlung der Wirbelthier-Zeichnung die Stufe der bloßen Beschreibung und Aufzählung überschritten und wirkliche Selbständigkeit und Wissenschaftlichkeit erreicht. Wenn früher das Betonen der Verschiedenheit der Exemplare von Lacerta muralis zu der Aufstellung einer Unzahl von Varietäten geführt hatte, so ist es Eimer in dem genannten Werke gelungen, durch Betonen des allen Varietäten Gemeinsamen die wichtigsten Gesetzmäßigkeiten in ihrer Zeichnung zu entdecken, insbesondere den Nachweis dafür zu erbringen, dass auch die verwickeltsten Zeichnungen auf eine einfache Grundform zurückgeführt werden können und sich daraus nach ganz bestimmten Gesetzen entwickelt haben. Und die Bedeutung dieser Gesetze wurde noch wesentlich erhöht dadurch, dass Eimer ihre Gültigkeit auch für andere Thierklassen in der schon angeführten Arbeit und mehreren folgenden[1] gezeigt hat.

Die typische Grundform der (dunkeln) Eidechsenzeichnung besteht nach Eimer[2] aus gewissen Längsstreifen; dieselben sind in der Reihenfolge von der Mitte des Rückens nach dem Bauche hin:

1) ein unpaares »Mittelband« (I. Zone);
2) ein Paar von »oberen Seitenbändern« (II. Zone);

---

[1] I, c—h. [2] I, b, p. 328 ff.

3) ein Paar von »mittleren Seitenbändern« (IV. Zone);
4) ein Paar von »unteren Seitenbändern«, welche an die Bauchschilder angrenzen.

Bei den Schlangen, wenigstens bei den einfach gezeichneten, finden sich genau dieselben Bänder, zum Theil in Form von wirklichen Streifen, wie bei den Eidechsen, zum Theil in Form von regelmäßig angeordneten Fleckenreihen. Ein Beispiel für diese Form der Zeichnung, welche nach Eimer gegenüber den Streifen eine vorgerücktere Stufe darstellt, bietet unsere Ringelnatter mit der Modifikation, dass bei ihr das »Mittelband« oder eine ihm entsprechende Fleckenreihe fehlt.

Schon eine flüchtige Betrachtung zeigt hier die Gesetzmäßigkeit in der Stellung der schwarzen Flecken, welche die Rumpfzeichnung von Tropidonotus natrix ausmachen. Sie bilden drei Paare von Längsreihen, von denen die oberste auf der achten Schuppenreihe (von den Bauchschildern an gezählt), die mittlere auf der vierten bis fünften »gegenüber der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule«[1], die unterste auf der ersten oder zweiten verläuft.

Im Folgenden werde ich die Fleckenreihen als »obere Seitenreihe«, »mittlere Seitenreihe« und »untere Seitenreihe« bezeichnen, entsprechend den Namen Eimer's, da diese die ursprünglich in die Litteratur eingeführten Benennungen sind. Ein Einführen neuer Bezeichnungen, wie es Werner in seinen Arbeiten gethan hat, ohne die Namen Eimer's zu berücksichtigen (Medianstreifen = Mittelband, Dorsalstreifen = oberes Seitenband, Lateralstreifen = mittleres Seitenband, Marginalstreifen = unteres Seitenband), halte ich für zwecklos und verwirrend.

Die angegebene Gesetzmäßigkeit in der Zeichnung der Ringelnatter besteht, histologisch ausgedrückt, in nichts Anderem als in der Thatsache, dass bei den Pigmentanhäufungen — denn die schwarzen Flecken entstehen durch Anhäufung des schwarzen Farbstoffs im Rete Malpighi und den anliegenden Schichten der Cutis[2] — gewisse Längszonen der Haut und innerhalb dieser wieder gewisse Punkte bevorzugt sind.

---

[1] Vgl. p. 369.

[2] Bei der erwachsenen Natter befindet sich an Stellen, wo keine Flecken sind, das gelbbraune Pigment in den äußersten Schichten der Cutis, vielleicht auch im Rete Malpighi, das schwarze Pigment in den tieferen Schichten der Cutis. An Stellen dagegen, wo sich Flecken befinden, liegt das schwarze Pigment in großer Masse in den Schichten der Cutis, welche an das Rete Malpighi angrenzen, theilweise auch in letzterem. Das schwarze Pigment verhält sich also bei den erwachsenen Thieren wesentlich wie bei den Embryonen (vgl. Fig. 13 u. 14), welche noch kein gelbbraunes Pigment besitzen, nur ist die Menge desselben in den obersten Schichten der Cutis im Verhältnis zu der im Rete Malpighi bei den erwachsenen außerordentlich viel größer (vgl. auch p. 383 f.).

Diese Bevorzugung kann keine zufällige sein wegen der genauen Regelmäßigkeit der Lage dieser Flecken. Der Grund dafür kann auch nicht in der Struktur der Haut an den betreffenden Stellen liegen, wenigstens waren bei einer mikroskopischen Untersuchung von ausgewachsenen Nattern und Embryonen keinerlei Unterschiede von dem Epithel an anderen Stellen zu entdecken.

Man steht also vor der Frage: mit welchen anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hängt die genannte Thatsache zusammen, woher kommt es, dass bei den Pigmentanhäufungen im Epithel von Tropidonotus natrix gewisse Punkte bevorzugt und dass dieselben in einer Längsreihe angeordnet sind, eine Frage, die wohl schon dann von Bedeutung wäre, wenn es sich dabei nur um die Erklärung einer Gesetzmäßigkeit bei der Ringelnatter allein handeln würde, die aber um so mehr Interesse beanspruchen darf, da die angegebenen Verhältnisse nicht der Ringelnatter eigenthümlich, sondern, wie Anfangs betont wurde, eine gemeinsame Eigenschaft vieler Schlangen und sogar Eidechsen sind.

Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, einen Beitrag zur Beantwortung der aufgestellten Frage zu liefern auf Grund von Untersuchungen an Ringelnatterembryonen. Das Material dazu lieferte mir eine Natter, die im Terrarium des zoologischen Instituts hier gegen Ende Juli Eier abgelegt hatte; ich ließ sie im angefeuchteten Miste sich entwickeln, habe dann Anfangs alle zwei, später alle drei bis vier Tage ein Ei geöffnet und den Embryo zuerst in toto mit sehr schwachen, dann auf Querschnittserien mit stärkeren Vergrößerungen untersucht.

Bei der ersteren Art der Untersuchung waren auf der Oberfläche der jüngeren Embryonen verschiedene zinnoberrothe Quer- und Längslinien oder in Längsreihen befindlicher Punkte zu beobachten.

Besonders auffallend ist auf beiden Seiten je ein breiter rother Längsstreifen, der vor dem Auge mit mehr karminrother Färbung beginnt, bis an dasselbe herantritt, hinter demselben zum Vorschein kommt und nun ununterbrochen und vollkommen zinnoberroth etwa auf der Mitte der Seiten des Thieres bis beinahe zur Spitze des Schwanzes sich fortsetzt (vgl. Fig. 1, 2, 3 *III*). Zu bemerken ist dabei noch, dass von diesen Längsstreifen hinter dem Kopfe seitliche Verästelungen abgehen, welche sich dem Rücken zu vielfach unter einander verzweigen, und dass auch vor dem Auge solche Verästelungen, wenn auch in geringerer Ausdehnung, zu sehen sind.

Diesen Streifen parallel verläuft mehr auf der Höhe des Rückens erst hinter dem Kopfe beginnend bis nahe der Schwanzspitze je eine weit schmälere rothe Linie (Fig. 1 u. 2 *II*). Sie ist in manchen Fällen gänzlich oder wenigstens eine Strecke weit ersetzt durch einzelne gleich weit von einander entfernte rothe Punkte, die dann aber in eine Längsreihe angeordnet sind, welche sich als Verlängerung jener Linie darstellt. Die Punkte sind ohne Zweifel identisch mit den schon von Rathke (p. 101) erwähnten »rothen Punkten«.

Wie das eben genannte Linienpaar dorsalwärts von den zuerst angeführten Streifen liegt, so findet sich auch ventralwärts davon ein weiteres Linienpaar (Fig. 3 *IV*). Es ist nur vom Halse bis in die Gegend des Afters zu verfolgen und kann in ganz ähnlicher Weise wie das zweite der geschilderten Linienpaare durch Punkte ersetzt sein, doch kommt hier dieser Fall weit seltener vor.

Zu erwähnen ist noch der Vollständigkeit halber eine unpaarige Linie von sehr geringer Breite, welche auf der Mitte des Rückens vom Kopfe bis in die Nähe der Schwanzspitze zu beobachten ist (Fig. 1 *I*).

Sowohl am Rumpfe als am Schwanze sind die Längslinien verbunden durch ein System von ebenfalls zinnoberrothen Querstreifen, welche dorsalwärts und ventralwärts von den Längsstreifen *III*[1] am Rumpfe mehr oder weniger unregelmäßig, am Schwanze ziemlich regelmäßig verlaufen. Ihre Einmündungsstellen in die Längslinien zeichnen sich durch größere Breite oder intensivere Färbung aus (Fig. 2 u. 3).

Übrigens waren bei keinem der beobachteten Embryonen Längs- und Querlinien alle neben einander auf der ganzen Länge des Rumpfes und Schwanzes sichtbar, so wenig eine derselben bei einem Thiere ganz fehlte. Nur äußerst selten waren Fälle, wie sie der Fig. 2 abgebildete Schwanz wiedergiebt, wo an einer Stelle des Körpers alle hier überhaupt vorkommenden Längs- und Querlinien — es ist hier auch, was nicht gut zu zeichnen war, der Mittelstreif *I* vorhanden — sich in beinahe schematischer Klarheit und Regelmäßigkeit darstellen. Von großer Beständigkeit war nur das Längslinienpaar *III*, während die übrigen oft nur durch geringe Andeutungen vertreten waren; alle hatten die Eigenschaft, während der Beobachtung an einzelnen Stellen, an denen sie zuerst sichtbar gewesen waren, plötzlich zu verschwinden.

Die eben gegebene Beschreibung gilt auch noch für die Zeit, in welcher die Schuppenanlagen hervortreten. Wenn aber die Schuppenbildung von vorn nach hinten fortschreitend bedeutender wird, beginnen die rothen Linien zuerst vorn, dann immer weiter nach hinten zu verschwinden. Zu derselben Zeit erscheinen die ersten Spuren der Zeichnung.

---

[1] Die rothen Längslinien sind auch im Folgenden einfach als Längslinien resp. Längslinienpaar I bezw. II, III, IV aufgeführt, entsprechend der Numerirung in den Fig. 1, 2, 3.

Ich habe denjenigen Embryo, welcher von allen untersuchten — es sind dies außer den selbst gezogenen sämmtliche in der zoologischen Sammlung in Tübingen und im Stuttgarter Naturalienkabinett befindliche Exemplare — so weit sie überhaupt eine Zeichnung erkennen ließen, den geringsten Grad der Zeichnung trug, in Fig. 4 möglichst naturgetreu abzubilden versucht. Man sieht daraus, dass diese ursprüngliche Anlage der Zeichnung besteht jederseits aus einigen matt blauschwarz gefärbten Flecken auf dem vorderen Theile des Körpers (Fig. 4 *M.S*), die gleich weit von einander abstehend eine Längsreihe bilden. Es ist die »mittlere Seitenreihe« entsprechend der Bezeichnung Eimer's. Sie liegt genau an der Stelle, an welcher sich die oben erwähnten rothen Längsstreifen *III* befunden hatten, wie durch Vergleichung mit den hinteren Theilen des abgebildeten Thieres, wo die rothen Längslinien noch deutlich zu sehen sind (Fig. 4), eben so durch Vergleichung mit jüngeren Thieren, welche dieselben noch trugen, leicht festgestellt werden konnte.

Das von mir hier geschilderte erste Stadium der Zeichnung stimmt nicht ganz mit der Beschreibung, welche Rathke von der Entstehung der Ringelnatterzeichnung giebt. Er sagt nämlich[1]: »Wie die Schuppen und Schienen der Hautbedeckung, die Wirbel und Rippen, dessgleichen die Intercostalgefäße und Venennetze der Haut zuerst am Halse, zuletzt ganz hinten am Schwanze bemerklich werden, so auch die Färbung der Haut. Es geschieht dies aber, indem zuerst in denjenigen Schuppen, welche den Rücken bedecken, lauter sehr kleine und der hinteren oder hervorragenden Hälfte der Schuppe angehörige schwarze Punkte zum Vorschein kommen, welche allenthalben in mäßig großer Entfernung von einander abstehen und sich mit dem bloßen Auge nicht von einander unterscheiden lassen. Etwas später wird an einigen Schuppen der hintere Rand, indem sich jene Pigmentflecken daselbst besonders stark vermehren und vergrößern, schwarz gesäumt und es wird der Saum breiter, indess der übrige Theil der Schuppe, weil sich jene Flecken weniger stark in ihm vermehren, nur eine graue Farbe erhält. Die Schuppen aber, in welchen diese stärkere Färbung zuerst kenntlich wird, befinden sich jederseits gegenüber der Verbindung der Rippen mit der Wirbelsäule[2]. In dieser Gegend bildet sich durch den angegebenen Process eine einfache Reihe von dunkleren, größeren Flecken, welche alle in mäßig großer Entfernung von einander liegen, und deren jeder auf zwei bis drei Schuppen vertheilt ist.« Demnach würde also das erste Stadium der Zeichnung darin bestehen, dass alle Schuppen gleichmäßig schwarze Punkte besitzen, das von mir geschilderte würde erst als eine spätere Form zu betrachten sein. Wäre dem so, so hätte man nothwendig zu erwarten,

---

[1] III, p. 186. [2] cf. p. 366.

1) dass bei dem Fig. 4 abgebildeten Embryo sich jene schwarzen Punkte in Form von Pigment in allen Schuppen, nicht nur an den genannten Flecken finden müsste;
2) dass bei einem nur um drei oder vier Tage jüngeren Embryo schon die Punkte und also auch Pigment in allen Schuppen anzutreffen wäre.

In Wirklichkeit ergab aber die genaue Untersuchung auf Querschnittserien, wie ich schon jetzt vorgreifend bemerken möchte, dass

1) bei dem älteren der beiden Embryonen (Fig. 4) — abgesehen von ganz bestimmten, später[1] zu erwähnenden durchaus nicht beliebig gelegenen Stellen — Pigment im Epithel nur an den Flecken,
2) bei dem jüngeren überhaupt kein Pigment in der Haut vorhanden war.

Es wäre ja möglich, dass ein Theil des Pigments durch die Konservirungsflüssigkeiten ausgezogen worden wäre, aber ein Theil müsste sich doch an anderen Stellen eben so gut erhalten haben[2], wie es an den Flecken in der That der Fall ist. Ich glaube wegen der bezeichneten Gründe annehmen zu müssen, dass die von mir geschilderte Form der Zeichnung wirklich die ursprünglichere ist, so unwahrscheinlich es an sich ist, dass ein so genauer Beobachter wie Rathke die Flecken bei den jüngeren Embryonen übersehen und erst bei Thieren in einem vorgerückteren Stadium bemerkt haben sollte. Allerdings spricht dafür die von Rathke angegebene Größe der Flecken, da er von ihnen (l. c.) sagt, dass sie auf zwei bis drei Schuppen vertheilt seien; bei dem von mir abgebildeten Embryo nahmen sie höchstens $1\frac{1}{2}$ Schuppen ein. Zur Zeit wo die Flecken schon die Größe von zwei bis drei Schuppen erreicht haben, finde ich auch Pigment in allen Schuppen. Rathke scheint eben der Entwicklung der Zeichnung weniger Beachtung zu schenken, wenigstens behandelt er sie gegenüber der Ausführlichkeit, mit welcher er andere Verhältnisse darstellt, ziemlich kurz und erwähnt z. B. die später zu besprechenden Flecken der unteren Seitenreihe überhaupt nicht.

Die weitere Entwicklung der Zeichnung schildert Rathke anschließend an die angeführte Stelle folgendermaßen: »Um ein Weniges später nehmen auf diese Weise jederseits auch die Schuppen, welche der zweiten, dritten und vierten Reihe von oben angehören, ein stärkeres Kolorit an und es bildet sich sonach auch oben am Rücken jederseits eine Reihe von Flecken. Ist dies geschehen, so nimmt die Färbung immer mehr überhand und wird der Färbung der erwachsenen Natter ähnlich.« Dazu ist zu bemerken, dass diese Rückenflecken nichts Anderes sind als die Flecken der »oberen Seitenreihe«. Auch von dieser Fleckenreihe gilt wie von der »mittleren Seitenreihe«, dass sie entsteht genau an der Stelle eines der oben genannten Längslinienpaare[1] und zwar der Linien *II*; auch ihre erste Anlage besteht aus einigen wenigen auf dem vorderen Theile des Rumpfes gelegenen Flecken. Die »mittlere Seitenreihe« setzt sich in dieser Periode nicht nur nach hinten bis beinahe zur Schwanzspitze fort, sondern auch nach vorn, indem in der Verlängerung der Reihe hinter den Augen je ein Fleck entsteht, der von dem bis dahin ersten der Reihe etwa denselben Abstand hat, wie die folgenden Flecken unter sich. Zu diesen »Hinteraugenflecken« kommt später noch ein »Vorderaugenfleck« in der Verlängerung der Reihe vor den Augen hinzu, so dass nun auch an den Stellen, wo in Fig. 4 noch der vordere Theil der rothen Seitenlinie *III* durchscheint, sich Flecken befinden. Die Längsstreifen *III* sind dann der ganzen Ausdehnung nach durch eine kontinuirliche Fleckenreihe, die »mittlere Seitenreihe«, Hinter- und Vorderaugenfleck, ersetzt.

---

[1] p. 384 f.

[2] cf. p. 383.

In der folgenden Periode, in der sich eine zunehmende Färbung der Haut des Rückens bemerkbar macht, tritt auch ventralwärts von der »mittleren Seitenreihe« eine weitere Fleckenreihe, die dritte der der Ringelnatter charakteristischen[2], und zwar zuerst vorn hinter dem Kopfe auf. Bei ihr wiederholt sich die beachtenswerthe Erscheinung, dass ihre Lage genau zusammenfällt mit der eines der rothen Längslinienpaare, hier der Linien *IV*; und wenn die Reihe später nach hinten an Länge zunimmt, so geschieht dies nur so weit, bis sie die Ausdehnung der Linien *IV* erreicht hat, also bis in die Gegend des Afters[1]. Es ist die »untere Seitenreihe«, also auch ontogenetisch »die jüngste Bildung unter den drei Paaren von Fleckenreihen[3]«, was bezüglich ihrer phylogenetischen Entstehung Werner aus ganz anderen Gründen erschlossen hat. Auch die obere Seitenreihe gewinnt in dieser Periode an Länge, jedoch nur nach hinten bis in die Gegend der Schwanzspitze, in voller Übereinstimmung mit dem, was p. 368 von der Ausdehnung der entsprechenden Linien *II* bemerkt war.

---

[1] p. 368. [2] cf. p. 366. [3] II, a, p. 22.

Damit hat die Zeichnung eine Gestalt erlangt, wie sie das erst kurz ausgeschlüpfte und mit ganz geringen Änderungen auch das ältere Thier trägt. Nur zwei Punkte wären noch zu erörtern, die Entstehung desjenigen Theiles der Zeichnung, der bei Betrachtung einer Ringelnatter sofort ins Auge fällt, der gelben und der schwarzen Halsflecken, die bei manchen Exemplaren dadurch, dass die Flecken von beiden Seiten auf der Mitte des Rückens zusammenstoßen, ein gelbes und schwarzes Halsband bilden (vgl. die französische Bezeichnung Couleuvre à collier).

Die Besprechung der Entstehung des gelben Halsbandes würde mich hier zu weit führen, ich möchte sie einer späteren Arbeit aufsparen. Bezüglich der Bildung der schwarzen Halsflecken hat die Untersuchung der Embryonen zu dem Resultate geführt, dass sie, die später so bedeutende Dimensionen annehmen, entwicklungsgeschichtlich entstehen durch eine Verschmelzung des ersten Flecken der »mittleren Seitenreihe« mit dem ersten der »oberen Seitenreihe« (zum Theil auch noch dem ersten der unteren Seitenreihe). Man findet nämlich hinter einander folgende Stadien:

1) Der erste Fleck der »mittleren Seitenreihe« eben so groß wie die folgenden der Reihe,
2) derselbe Fleck etwas größer als die anderen der Reihe,
3) der erste Fleck der mittleren Seitenreihe mit dem ersten der oberen verschmolzen, jedoch so, dass beide noch als selbständige Flecken sichtbar sind,
4) die beiden Flecken zu einem großen homogenen Halsflecken verschmolzen.

Wichtiger als diese Erscheinung selbst ist mir die Thatsache, dass sich zu ihr ein Analogon in der Gestalt der rothen Linien findet: die Halsflecken entstehen nämlich genau an der Stelle, wo sich die starken seitlichen Verästelungen[1] der Seitenstreifen (*III*) befunden hatten, ähnlich wie auch der »Vorderaugenfleck« zusammenfällt mit den Verzweigungen, welche der vorderste Theil der Streifen *III* vor den Augen ausschickt[1].

Damit habe ich zu schildern versucht, was bei Untersuchung der Embryonen in toto zu beobachten war. Für die Fragen, welche Eimer und Werner bei der Wirbelthierzeichnung verfolgt haben, stellte sich außer der Erklärung der schwarzen Halsflecken heraus, dass die Flecken auf Rumpf und Schwanz von Tropidonotus natrix, die in den von Eimer bei den Eidechsen u. A. beschriebenen und als Grundzeichnung erkannten Linien liegen, wenigstens ontogenetisch als durchaus primär zu betrachten sind; für die Hypothese, die Werner wahrscheinlich zu machen sucht[1], wonach die ursprüngliche Zeichnung der Ringelnatter »aus drei breiten Längsstreifen« bestehe, ergaben sich lediglich keine Anhaltspunkte.

---

[1] p. 367.

Für die vorliegende Untersuchung ist wesentlich besonders die Thatsache, dass die Fleckenreihen der älteren Ringelnatterembryonen nach Lage und Ausdehnung genau übereinstimmen mit den rothen Längslinien der jüngeren Embryonen.

Bei der genauen mikroskopischen Untersuchung auf Querschnittserien musste demnach die erste Frage der Natur der rothen Linien gelten. Es zeigte sich sofort, dass es Blutbahnen sind. Es soll nun die erste Aufgabe sein, den Verlauf und Zusammenhang dieser Blutbahnen anzugeben, so weit er für das Folgende in Betracht kommt. Zu beachten ist dabei aber, dass die später beschriebenen Verhältnisse nur gelten für dasjenige Stadium, in welchem sich ein Embryo nicht lange ehe er die ersten Spuren der Zeichnung bekommt, befindet, etwa für den Anfang der von Rathke definirten III. Periode.

Das Linienpaar *III*, an dessen Stelle nachher die Fleckenreihe liegt, stellt sich auf Querschnitten jederseits als ein außerordentlich weites, dünnwandiges Gefäß dar, das zweifellos die von Rathke sogenannte Vena epigastrica ist. Man vergleiche einmal die Lage der in Fig. 7 als *V.epig* bezeichneten Gefäße mit der Schilderung, welche Hoffmann von der Lage der Vena epigastrica giebt, indem er von ihr sagt[2]: »— weiter verläuft sie ungefähr in der Höhe der Chorda dorsalis zwischen der Epidermis und der Somatopleura des Myotoms nach hinten«. Wenn dann Rathke bezüglich der Weite der Vena epigastrica meint[3], dass sie darin der Aorta nicht nachstehe, und weiter unten bemerkt, dass »beide Venen, im Ganzen betrachtet, aus einer größeren Entfernung als zwei mäßig breite rothe Streifen erscheinen«, so dürfte durch dies Alles die Identität des in Frage stehenden Gefäßes mit der Vena epigastrica genügend festgestellt sein. Nur Eines scheint damit nicht zu stimmen. Die Seitenstreifen *III* wurden oben[4] als vor den Augen beginnend und bis an die Spitze des Schwanzes sich fortsetzend beschrieben, von der Vena epigastrica macht dagegen Hoffmann die Angabe[2]: »nach vorn hängt dieselbe mit der Vena jugularis zusammen —, weiter verläuft sie — nach hinten, wo sie in die Vena cardinalis sich

[1] II, a, p. 44 ff. [2] IV, p. 2076. [3] III, p. 179. [4] p. 367.

ergießt. Die Vena epigastrica bildet demnach einen dicken Verbindungszweig zwischen der Vena jugularis und dem Hinterende der Vena cardinalis«. Die Vena epigastrica dehnt sich also nur von der Gegend des Herzens bis zum After aus. Ein Blick auf die Fig. 5, 6 u. 8, welche Abbildungen von Querschnitten, beziehungsweise vor den Augen, hinter den Augen und durch den Schwanz sind, zeigt aber unmittelbar, dass sowohl vor den Augen, als hinter den Augen, als am Schwanze sich an den Seiten je ein Gefäß befindet, welches der Lage nach ziemlich genau übereinstimmt mit der Vena epigastrica von Fig. 7.

Die Vene, welche hinter dem Auge der Vena epigastrica entspricht (Fig. 6 *V.jug*), ist nichts Anderes als die weite Vena jugularis selbst. Sie sendet hinter der Ohrkapsel die von Rathke mehrfach abgebildeten[1] Verzweigungen aus, welche dann das Bild der seitlichen Verästelungen der Streifen *III* geben, von denen oben[2] die Rede war. Die Vena jugularis verläuft nach vorn bis hinter das Auge, theilt sich hier in zwei Zweige, die zum Gehirn gehende Vena cerebralis und die Vena facialis, welche unter dem Auge vorbeigeht, vor demselben wieder erscheint und dort jene Verzweigungen bildet, welche als Verzweigungen der Streifen *III* oben[2] schon erwähnt wurden. Die Thatsache, dass sie etwas tiefer liegt als Vena jugularis und epigastrica, erklärt wohl, dass sie in etwas dunklerer Färbung durchscheint[2] als jene mehr an der Oberfläche liegenden Gefäße.

Für die Fortsetzung der Vena epigastrica auf den Schwanz existiert kein besonderer Name, Rathke scheint sie als Anastomose zwischen den Quergefäßen des Schwanzes aufzufassen. Ich habe sie in Fig. 8 mit *V.epur* = »Vena epurica« bezeichnet, da sie auf dem Schwanze nach Lage und Funktion genau dasselbe ist wie die Vena epigastrica auf den Bauchplatten; sie besitzt ausgesprochenes Endothel und recht beträchtliche Weite, kaum geringere als die Hauptvene des Schwanzes, die Vena caudalis.

Die Übereinstimmung, welche in der Lage der Vena facialis, jugularis, epigastrica und »epurica« an den verschiedenen Theilen des Körpers besteht, ist es also, welche die Erscheinung des kontinuirlichen, über die ganze Länge des Körpers ausgedehnten Streifen *III* hervorruft.

Von größter Wichtigkeit ist der Umstand, dass von der Vena epigastrica in regelmäßigen Abständen Quergefäße abgehen, welche eine direkte Verbindung der genannten Vene mit den Venen innerhalb der Somatopleura herstellen, und zwar in der in Betracht kommenden

---

[1] III, Taf. V. [2] cf. p. 367.

Periode mit der Vena cardinalis (nach HOFFMANN[1] zum Theil auch mit der Vena umbilicalis), später nach Obliteration der Vena cardinalis mit den »hinteren Intercostalvenen«. Die Figuren 10 und 11 zeigen die Abzweigungen dieser Quergefäße (*Q.G*) von der Vena epigastrica, die erstere bis kurz vor die Einmündung in die Vena cardinalis; bei beiden befindet sich die Einmündungsstelle in das innere Gefäß auf einem der nächsten Schnitte der Serie. Analog sind auch die Verhältnisse am Schwanze, indem auch von der Vena »epurica« solche Quergefäße in die Vena caudalis abgehen.

Diejenigen Gefäße, welche den paarigen Längsstreifen *II* und *IV* und dem unpaaren *I*[2] entsprechen, stehen in engem Zusammenhange unter sich und mit den als rothe Querstreifen durchscheinenden Hautvenen; ich will desshalb versuchen sie im Zusammenhang mit einander zu behandeln und verweise hauptsächlich auf die schematische Figur 9. Vielleicht kann dieselbe dazu dienen, den Verlauf der dünnen Gefäße, um die es sich hier handelt, etwas anschaulicher zu machen, als er es durch die Schilderung RATHKE's[3] wird, der ihn übrigens in fast allen Punkten kennt.

Wie aus den Figuren 2, 3 und 9, sodann aus der Abbildung von RATHKE[4] hervorgeht, verläuft vom Rücken (Fig. 9 *a*, *a'*) und vom Bauch her *b*, *b'* je ein System von Hautvenen, welche direkt unter der Cutis ihren Weg nehmen und von denen immer das des Rückensystems zugleich mit dem ihm entgegenkommenden des Bauchsystems in die Vena epigastrica senkrecht zu derselben einmündet und dadurch sein Blut durch Vermittlung des Querganges (*Q.G*) der Vena cardinalis zuschickt. Vor dem Herzen sind an Stelle der Vena cardinalis bezw. Vena epigastrica zu setzen die »vorderen Intervertebralvenen« bezw. Jugularvenen, am Schwanze die Vena caudalis bezw. Vena »epurica«, dann gilt nach RATHKE das eben Gesagte auch von diesen Theilen des Körpers.

Dorsal und ventral von der Vena epigastrica sind die eben erwähnten Hautvenen jeder Seite durch je eine Vene verbunden, welche der Längsrichtung des Körpers nach verläuft und der Vena epigastrica an Weite bedeutend nachsteht. Diese Venen sind identisch mit den Längsstreifen *II* und *IV* (Fig. 1, 2, 3). Die von der Vena epigastrica dem Bauche zu gelegene Vene ist ein regelmäßig ausgebildetes Gefäß (Fig. 7 *IV*), welches in der Nähe des Herzens beginnt und bis zum After sich fortsetzt, wo sie mit der Vena epigastrica zusammenzulaufen scheint. Die dorsalwärts davon gelegene Vene ist, wie es scheint, kein vollkommen ausgebildetes Gefäß, sondern wohl mehr ein Blutsinus ohne eigentliches Endothel, wesshalb ich sie auch auf den Querschnitten 7 und 8 nicht eingezeichnet habe. Rathke fasst die beiden Paare von Längsvenen als Anastomosen zwischen den quer verlaufenden Hautvenen auf. Dadurch, dass sich die Endverzweigungen der oberhalb der Vena epigastrica befindlichen Hautvenen (Fig. 9 *a'*) beider Seiten durch eine »Queranastomose« vereinigen, »bildet sich — nach der Beschreibung Rathke's[1] — in der Mitte des Rückens ein vom Kopf bis ans Ende des Schwanzes verlaufendes, recht weites und unter der Haut liegendes Gefäß, das die letzten Enden jener Zweige (*a'*) unter einander verbindet«. Es ist das Fig. 7 mit *I* bezeichnete Gefäß, welches der Längslinie *I* entspricht, für das Folgende übrigens nicht weiter in Betracht kommt.

---

[1] IV, p. 2076.

[2] cf. Fig. 1, 2, 3.

[3] III, p. 57, 101, 103, 105, 177 ff.

[4] III, Taf. VII, Fig. 21.

Zu besprechen ist noch der Zusammenhang, in welchem diese Hautvenen mit den Hauptarterien und -venen des Körpers stehen. Von der Aorta (am Schwanze von der Arteria caudalis) gehen in regelmäßigen Abständen die Intercostalarterien aus (Fig. 9 *e*) und theilen sich, wenigstens am Rumpfe, in zwei Äste, einen Rückenast (*c*) und einen sofort in die beiden Arterien *d* und *d'* sich verzweigenden Bauchast.

Der Rückenast *c* verläuft zwischen den Muskelbündeln des Rückens nach oben bis unter die Cutis, wo er sich in die Hautvenen *a* resp. *a'* ergießt gerade an der Stelle, wo diese mit den Hautvenen *a* resp. *a'* des folgenden Segments durch das Längsgefäß *II* verbunden sind. Ist das Längsgefäß wirklich vorhanden, so stoßen in diesen Einmündungsstellen (Fig. 9 *II*) vier Gefäße zusammen: die Hautvenen *a* und ihre Verlängerungen der Mitte des Rückens zu *a'*, der Sinus *II* und die aus dem Inneren des Körpers kommenden Intercostalarterien *c*. An Stellen, wo der Längssinus *II* nicht vorhanden oder wenigstens kein Blut in ihm gestaut ist, sieht man von außen die Einmündungsstellen als jene intensiv rothen Punkte, welche die rothe Längslinie *II* ersetzen können[2]. Zusammen mit den Hautvenen *a* und den die Vena epigastrica mit der Vena cardinalis verbindenden Quergefäßen (*Q.G*) bilden die Rückenäste *c* der Intercostalarterien das erste System von »Gefäßschlingen«, denen Rathke eine so bedeutende Aufmerksamkeit widmet[3]. Sie vermitteln einen direkten Zusammenhang zwischen der Aorta und der Vena cardinalis jeder Seite. Wahrscheinlich stehen mit diesen Gefäßschlingen in Verbindung dünne Venen, welche an der Außenseite der Muskelbündel des Rückens verlaufen und in die Vena epigastrica an deren innerer Seite einmünden (Fig. 9 *g*).

---

[1] III, p. 179. [2] cf. p. 368. [3] III, p. 57, 101, 104 ff.

Von den Bauchästen der Intercostalarterien nehmen die äußeren *d* ihren Weg vorbei an den Quergefäßen (*Q. G*) durch das Bindegewebe zwischen Haut und Rippenanlagen bis unter die Cutis und ergießen sich dort in das Längsgefäß *IV* gerade da, wo von diesem die Hautvenen *b* resp. *b'* abgehen. Auch an diesen Einmündungsstellen stoßen also regulärer Weise vier Gefäße zusammen und auch die hier in Betracht kommenden Gefäße (*e*—*d*—*b*—*Q. G*) bilden ein weiteres System von »Gefäßschlingen« und damit eine direkte Verbindung zwischen Aorta und Vena cardinalis.

Ein Nebenschluss dieser Verbindung kommt zu Stande durch die inneren Bauchäste *d'* der Intercostalarterien einerseits, die Verlängerungen *b'* der Hautvenen *b* andererseits; die Umbiegungsstellen an den Enden der Rippen (Fig. 9 *V*), wo die arteriellen Zweige *d'* mit den venösen *b'* zusammentreffen, erscheinen auch hier als intensiv rothe Punkte (Fig. 3 *V*). Die Arterien *e* und *d'* stellen zusammen mit den Venen *b'*, *b* und *Q.G* und zwischen *b* und *Q.G* die Vena epigastrica, das zweite System von Aorta und Vena cardinalis unmittelbar verbindenden »Gefäßschlingen« dar, welches Rathke p. 105 zum ersten Male erwähnt. Zu diesen Gefäßschlingen scheinen außerdem noch die Venen zu gehören, welche von den Quergefäßen *Q.G* sich ventralwärts abzweigen (Fig. 9 *f* und Fig. 12 *f*) und die inneren Äste *d'* der Intercostalarterien sicher eine Strecke weit begleiten; ihren weiteren Verlauf habe ich nicht sicher verfolgen können, sie stehen wohl in einem ähnlichen Verhältnis zu den Arterien *d'* und den Venen *b'*, wie die Venen *g* zu den Arterien *c* und den Hautvenen *a*.

Das Gesagte wird, denke ich, genügen, um den Verlauf dieser für das Folgende wichtigen Gefäße klar zu legen. Nimmt man die eben entwickelten Beziehungen zwischen den unter der Haut verlaufenden Gefäßen und den früher[1] geschilderten rothen Längslinien zusammen mit dem oben[2] festgestellten Zusammenhang zwischen diesen Längslinien und den Fleckenreihen, so erhält man zwischen den Längsgefäßen und den Fleckenreihen die Relation, dass an denjenigen Längszonen, in denen später die Fleckenreihen entstehen, Längsgefäße unter der Haut verlaufen, in welche aus dem Innern des Körpers in regelmäßigen Abständen Gefäße einmünden.

Der Zustand dieser Gefäße, wie ich ihn im Vorhergehenden angegeben habe, erleidet nun von der Mitte der von Rathke definirten

---

[1] cf. p. 367. [2] cf. p. 373.

»III. Periode« an wesentliche Veränderungen und in engem Zusammenhange damit stehen die Verhältnisse, welche zur Anlage der Zeichnung führen.

Zuerst sollen die Beobachtungen bei der Vena epigastrica und der ihr entsprechenden »mittleren Seitenreihe« geschildert werden, da ich nur hier die Untersuchung ins Einzelne durchführen konnte. Aus praktischen Gründen will ich dabei verschiedene Stufen unterscheiden, die eben nur als willkührlich herausgegriffene Stadien einer allmählichen Entwicklung zu betrachten sind.

I. Stufe (Fig. 10).

Als erste Stufe kann derjenige Zustand angesehen werden, welcher im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde: die Vena epigastrica jeder Seite durch Quergefäße (*Q.G*) in Verbindung mit den Venen im Inneren des Körpers, in dieser Zeit noch den Venae cardinales. Die Vena epigastrica selbst zeigt unter dem Mikroskop die specifischen Eigenschaften eines in Thätigkeit befindlichen Gefäßes, massenhaft darin vorhandene Blutkörper und klar abgegrenztes Endothel.

Pigment, das bei jüngeren Embryonen nur in der Chorioidea anzutreffen war, tritt nun zuerst auf in dem Bindegewebe, welches den inneren, die Leibeshöhle umschließenden Theil der Bauchplatten bildet. Es befindet sich stets in Form von braunschwarzen Körnern, welche ziemlich fein, mit starken Vergrößerungen aber immer als solche sichtbar sind (also nicht etwa als diffuser Farbstoff), in dem Plasma von Bindegewebszellen und ihren Fortsätzen. Solche pigmentführende Bindegewebszellen sind noch ziemlich selten, haben aber dann das Pigment in bedeutender Menge, so dass sie und ihre Fortsätze von Pigment ganz durchsetzt sind. Ein Zusammenhang dieses Pigments mit dem der Chorioidea darf wohl von vorn herein als ausgeschlossen angesehen werden, auch war nirgends eine Beobachtung zu machen, die in irgend welcher Hinsicht auf einen derartigen Zusammenhang hingewiesen hätte. Ein Embryo, der nur um wenige Tage jünger ist als derjenige, bei welchem ich das erste Pigment fand, hat noch keine Spur davon; bei dem letzteren erscheint es, wie angegeben, zwar nur in einzelnen Bindegewebszellen, aber in diesen schon in bedeutender Menge. Ob es in denselben entstanden, oder von außen in dieselben gekommen ist, das zu entscheiden, fehlt mir jede Andeutung.

II. Stufe (Fig. 11 und 12).

Die Vena epigastrica zeigt eigenthümliche Erscheinungen: in den Wänden des Gefäßes treten Wucherungen von Bindegewebszellen auf, welche ihre Fortsätze in das Gefäß hinein aussenden, so dass von einem eigentlichen Endothel an vielen Stellen gar nicht mehr die Rede sein kann. Außerdem durchziehen an den Stellen, an welchen ein Quergefäß (*Q.G*) in die Vena epigastrica einmündet, Züge von Bindegewebszellen die ganze Vene in der Richtung des einmündenden Gefäßes, wie es Fig. 11, auch die übrigens bezüglich des Pigments ein späteres Stadium darstellende Fig. 13, eben so in schwacher Vergrößerung Fig. 15 zeigt. Die Vene macht den Eindruck, dass sie in Obliteration begriffen sei.

Wichtig ist es, dass in dieser Periode das Pigment nicht auf den inneren Theil der Bauchplatten beschränkt bleibt, sondern auch in dem die Quergefäße *Q.G* begrenzenden Bindegewebe erscheint, außerdem da, wo diese Gefäße in die Vena epigastrica einmünden, auch in denjenigen Bindegewebszellen, welche um das Endothel der Vene liegen oder an Stelle desselben getreten sind, eben so in denjenigen, welche die erwähnten, die Vena epigastrica durchsetzenden Bindegewebszüge bilden, schließlich, wenn auch selten, in der Cutis (Fig. 12). Dies gilt aber eben nur von denjenigen Stellen der Vena epigastrica, wo jene Quergefäße (*Q.G*) dem Inneren des Körpers zu sich von ihr abzweigen.

Mit den Bindegewebszügen tritt zum Theil in diesem Stadium, zum Theil erst im nächsten noch eine Veränderung ein. Sie bilden sich nämlich zu Gefäßen aus (*V.G* Fig. 12), welche eine Verbindung herstellen zwischen den Quergefäßen (*Q.G*) und damit der Vena cardinalis, und den Hautvenen *a* und *b*. Das venöse Blut der Bauch- und Rückenplatten, welches durch jene Hautvenen aufgenommen wird, ergießt sich also jetzt nicht mehr in die Vena epigastrica und von hier aus erst durch die Quergefäße nach innen, sondern durch die neugebildeten Blutbahnen direkt aus den Hautvenen in die Quergefäße: die Vena epigastrica ist damit außer Thätigkeit gesetzt. Die Entwicklung der Bindegewebszüge zu den Verbindungsgefäßen (*V.G*) lässt sich aufs schönste verfolgen, da an den verschiedenen Stellen zum Theil eines und desselben Thieres alle möglichen Übergänge vorhanden sind zwischen einem Bindegewebszug ohne jegliches Lumen und einer vollkommen ausgebildeten, nach außen in die Hautvenen, nach innen in das Quergefäß (*Q.G*) einmündenden Vene. Ich mache darauf besonders aufmerksam, da diese Vorgänge nicht bekannt zu sein scheinen. RATHKE giebt zwar an, dass die Vena epigastrica verkümmere, macht aber über die von ihm vorher beschriebenen »Venengeflechte«, worunter er nicht nur die Vena epigastrica selbst, sondern auch ihre »Äste«, zweifellos eben die Hautvenen *a* und *b*, versteht, die Bemerkung[1]: »Schon eine geraume Zeit früher, als sich die Hautbedeckung zu färben beginnt, die dritte Periode also ihr Ende erreicht hat, ist von ihnen keine Spur mehr vorhanden«. Nach dem vorher Gesagten ist das wohl von der Vena epigastrica selbst richtig, nicht aber von den Hautvenen, die bis dahin ihre Äste waren. Diese sind vollkommen deutlich bei ziemlich älteren Embryonen, welche schon alle Fleckenreihen tragen, und bei denen von der Vena epigastrica keine Spur mehr zu sehen ist, vorhanden. Ihre Verbindung nach innen ist genau in der Weise hergestellt, wie es schon Fig. 12 darstellt, nur wäre dabei das Lumen der Vena epigastrica durch Bindegewebe ersetzt zu denken. Wenn diese zarten Venen in dieser Periode nach außen nicht mehr durchscheinen, so ist das wohl auf Rechnung der zunehmenden Verdickung der Haut zu setzen. — In dem schon mehrfach citirten Werke von Hoffmann wird die Obliteration der Vena epigastrica überhaupt nicht erwähnt.

---

[1] III, p. 180.

III. Stufe (Fig. 13 und 14).

Während als zweites Stadium diejenige Stufe der Entwicklung bezeichnet wurde, in welcher sich ein Embryo befand, der nur um wenige Tage jünger war, als der Fig. 4 abgebildete, ist eben dieser der Repräsentant des dritten Stadiums.

Die Vena epigastrica befindet sich bei ihm noch wesentlich in demselben Zustande, wie bei den jüngeren, höchstens sind an manchen Stellen die Wucherungen in den Seiten des Gefäßes stärker geworden, so dass man oft kaum sagen kann, wo ursprünglich das Gefäßendothel anfing und das umgebende Bindegewebe aufhörte (cf. Fig. 14).

Ein Fortschritt aber ist eingetreten: Das Pigment befindet sich nicht nur in dem Bindegewebe in und um die Vena epigastrica, nicht nur in der Cutis, sondern auch im Rete Malpighi sind Pigmentablagerungen, aber eben nur an denjenigen Stellen der Epidermis über der Vena epigastrica, welche einer Einmündungsstelle eines Quergefäßes in die Vene gegenüberliegen[1]. Wo ein Quergefäß sich von der Vena epigastrica abzweigt, zeigt sich auch immer Pigment in der Epidermis (wenigstens an den vorderen Theilen des Körpers). Es sind also nun von denjenigen Gebieten, in denen Pigment zuerst auftrat, dem die Leibeshöhle umgebenden Bindegewebe, bis zu jenen Flecken in der Epidermis zusammenhängende Pigmentbahnen zu verfolgen, deren Enden eben jene Pigmentablagerungen im Rete Malpighi sind.

---

[1] Die Einmündungsstellen, welche in den Fig. 13 und 14 nicht gezeichnet sind, befinden sich auf einem der nächsten Schnitte der Serie.

Die Schlüsse, die aus den angegebenen Beobachtungen unmittelbar folgen, enthalten wohl schon die Lösung der Anfangs[1] aufgestellten Frage, wenigstens bezüglich der Flecken der »mittleren Seitenreihe«.

Diese Pigmentansammlungen in der Epidermis sind nämlich sicher identisch mit den außen am Embryo sichtbaren und Fig. 4 abgebildeten Flecken der »mittleren Seitenreihe« (*M.S*). Bei der geringen Dicke der Hornschicht müssten sie wenigstens mit dem Mikroskope außen sicher als dunklere Flecken gesehen werden können; wären sie also nicht identisch mit den Flecken der »mittleren Seitenreihe«, so müssten sie neben diesen zu beobachten sein, was nicht der Fall ist. Außerdem stimmen sie nach Größe und Abstand so vollkommen überein, dass über die Identität kein Zweifel sein kann.

Dann, glaube ich, sind zur Erklärung der Beobachtungen nur zwei Annahmen möglich.

Entweder:

Das Pigment, welches zuerst im Inneren des Körpers auftritt, wird von wandernden Bindegewebszellen nach der Epidermis verschleppt, wobei diese den Bahnen noch thätiger oder in Obliteration begriffener, bis unter die Haut verlaufender Gefäße folgen.

Oder:

Das Pigment, welches zuerst im Inneren des Körpers entsteht, entsteht später auch successive von innen nach außen in und um Blutbahnen, welche von dem Inneren ausgehen, und schließlich auch in denjenigen Stellen der Cutis und Epidermis, an welche diese Bahnen herantreten.

Die Gründe, welche für oder gegen die eine oder andere Annahme sprechen, werde ich später Gelegenheit haben zu erörtern; für die Frage, um die es sich hier handelt, ist es gleichgültig, welcher von beiden man den Vorzug giebt. Ich habe am Anfange die Frage aufgeworfen: mit welchen anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hängt es zusammen, dass bei den Pigmentanhäufungen in der Cutis und Epidermis von Tropidonotus natrix gewisse Punkte bevorzugt und in Längsreihen angeordnet sind.

Nach den Resultaten, welche die vorliegenden Untersuchungen ergeben haben, kann die Antwort nur diese sein:

1) Die Bevorzugung gewisser Punkte überhaupt ist darauf zurückzuführen, dass das Pigment den Bahnen von Gefäßen folgt, welche aus dem Inneren des Körpers in regelmäßigen Abständen nach der Oberfläche verlaufen, sei es nun, dass es in diesen Bahnen

---

[1] Vgl. p. 367.

durch wandernde Bindegewebszellen verschleppt wird und desshalb zu den Stellen des Epithels, an welches diese Gefäße herantreten, zuerst gelangt, oder dass es in diesen Bahnen successive von innen nach außen sich bildet und demnach an den betreffenden Stellen der Epidermis und Cutis zuerst entsteht.

2) Die Anordnung der Punkte in einer Längsreihe erklärt sich daraus, dass jene Gefäße in eine der Länge des Körpers folgende Vene einmünden; die Flecken, welche die Endpunkte der dem Verlauf nach mit jenen Gefäßen übereinstimmenden Pigmentbahnen sind, müssen demnach auf der über der Vene befindlichen Längszone[1] des Epithels und also in einer Längsreihe liegen.

Erklärt ist damit allerdings nur die zeitliche Bevorzugung jener Punkte, die Thatsache, dass in ihnen das Pigment früher als an anderen Stellen der Epidermis auftritt, nicht aber die quantitative Bevorzugung, dass nämlich in ihnen das Pigment auch später in größerer Menge vorhanden ist. Doch dürfte die quantitative Bevorzugung eine unmittelbare Folge der zeitlichen sein. Denn die Pigmentirung an jenen Stellen müsste wegen ihres zeitlichen Vorsprunges derjenigen an anderen Stellen auch quantitativ voraus sein, wenn man nur annimmt, dass die Pigmentabscheidung an ihnen mit der an anderen Stellen gleichen Schritt hält. So weit sich aber aus Schnitten durch ältere Embryonen beurtheilen lässt, ist nicht nur dies der Fall, sondern sie geht auch in der Folgezeit an jenen Stellen rascher vor sich als an anderen, vielleicht unter dem Einfluss der gerade zu ihnen führenden Gefäße.

Noch ein weiterer Umstand ist zu beachten. Ich bemerkte in einer Anmerkung p. 366, dass bei ausgewachsenen Nattern das schwarze Pigment, da wo Flecken liegen, sich im Rete Malpighi und den äußersten Schichten der Cutis befindet, an anderen Stellen dagegen in den tieferen Lagen der Cutis. Auch bezüglich der Lage des Pigmentes ergiebt sich hieraus also eine gewisse Bevorzugung jener Punkte. Ich vermuthe den Grund dafür in dem leicht nachzuweisenden Umstand, dass die Epidermis mit der Zeit wesentlich an Festigkeit zunimmt. An den zeitlich bevorzugten Stellen nämlich, also neben den Flecken, fällt das Auftreten des Pigmentes in eine Zeit, wo das Rete Malpighi noch aus ziemlich lose neben einander gelagerten Zellen besteht; an den anderen Stellen dagegen erscheint das Pigment erst in einer Periode, wo die Festigkeit der Epidermis bedeutend zugenommen hat und desshalb der Ablagerung resp. Ausscheidung von Pigment in den Intercellularlücken einen größeren Widerstand entgegensetzen wird, wesshalb hier das Pigment auf die lockere Cutis beschränkt bleibt. Eine Stütze findet diese Vermuthung in der Thatsache, dass auch an den Stellen, wo sich Flecken befinden, das Pigment im Rete Malpighi später kaum vermehrt wird, während zu dem in den obersten Schichten der Cutis gelegenen bedeutende Mengen hinzukommen.

---

[1] cf. p. 369.

Auf die Gültigkeit der oben gezogenen Schlüsse mache ich natürlich nur Anspruch für dasjenige Gebiet, auf das sich die Beobachtungen, welche die Basis jener Schlüsse bildeten, bezogen, für die »mittlere Seitenreihe« so weit sie über der Vena epigastrica liegt, d. h. für denjenigen Theil derselben, welcher von der Gegend des Herzens bis zum After verläuft. Für die übrigen Theile der mittleren Seitenreihe habe ich gar keine, für die obere und untere Seitenreihe nur weniger genaue Untersuchungen machen können. Derjenige nämlich von den von mir gezogenen Embryonen, welcher das höchste Alter erreichte, ist eben der in Fig. 4 abgebildete, und dieser besitzt nur den angegebenen Theil der mittleren Seitenreihe, eine ganz geringe Anlage der oberen Seitenflecken, die untere Seitenreihe dagegen gar nicht; die anderen Embryonen gingen alle zu Grunde. Die hier mehrere Jahre in Alkohol konservirten, so ziemlich alle Stufen der Entwicklung darstellenden Exemplare waren wohl geeignet, die allmähliche Ausbildung der Zeichnung, wie sie im ersten Abschnitte geschildert wurde, erkennen zu lassen — ein Beweis, dass Alkohol das schwarze Pigment nicht in erheblichem Maße auszieht[1] —, zeigten sich aber für eine feinere mikroskopische Untersuchung ziemlich unbrauchbar.

Bei dem hinteren, über der Vena »epurica« gelegenen Theil der mittleren Seitenreihe war auch eine Untersuchung kaum nöthig. Die Analogie der dort vorhandenen Verhältnisse mit denen der Vena epigastrica ist nach dem oben[2] Mitgetheilten eine vollkommene. Auch hier liegt die Fleckenreihe genau über der unter der Haut verlaufenden Vene, auch hier münden in diese aus dem Inneren des Körpers in regelmäßigen Abständen Quergefäße ein, außerdem stimmt die Vena »epurica«, wie ich schon oben[2] hervorgehoben habe, nach Lage und Funktion so genau mit der Vena epigastrica überein, dass die Annahme, es verdanke der hintere Theil der mittleren Seitenreihe seine Entstehung denselben Ursachen, wie der mittlere Theil, wohl nicht als zu gewagt erscheint. Und dass auch zwischen Vena jugularis resp. facialis und den darüber liegenden Flecken ein enger Zusammenhang besteht, das wird sehr wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass einer Ausbreitung des Gefäßes in Form von seitlichen Verästelungen auch eine Ausbreitung des an dieser Stelle gelegenen Fleckens entspricht[1]; doch wäre hier eine genauere Untersuchung immerhin interessant, da gerade diese Erscheinung im übrigen Verlauf der mittleren Seitenreihe kein Analogon hat.

---

[1] cf. p. 370.

[2] p. 374.

Bezüglich der Flecken der »oberen Seitenreihe« war es nicht möglich, das allmähliche Auftreten des Pigments bis zu dem Punkte zu verfolgen, wo es in der Epidermis erscheint und eben die Flecken der »oberen Seitenreihe« bildet. Der in Fig. 4 dargestellte Embryo besaß diese Pigmentablagerungen in dem Epithel schon, aber in so geringem Maße, dass sie von außen kaum als Flecken sichtbar waren, wesshalb sie auch in Fig. 4 nicht gezeichnet sind. Bei dem um einige Tage jüngeren Embryo findet sich Pigment in relativ beträchtlicher Menge nur in dem Bindegewebe, welches den inneren Theil der Bauchplatten ausmacht, in ganz geringer Menge aber auch schon in dem Bindegewebe, welches die von der Aorta ausgehenden Intercostalarterien (Fig. 9 *e*) umgiebt. Dieser Zustand kann hier als I. Stadium bezeichnet werden. An dem vorderen und etwas weiter entwickelten Theile desselben Thieres, an welchem nach dem früher Gesagten auch schon Pigment in den Bindegewebszügen der Vena epigastrica sich zeigt, ist in so fern ein gewisser Fortschritt zu bemerken, als das Pigment nun auch, wenn auch selten, rings um jene Vene, welche von der Vena epigastrica an der Außenseite der Muskeln dorsalwärts verläuft (Fig. 9 *g*), zu beobachten ist.

Das II. Stadium wäre dann durch den Embryo Fig. 4 vertreten. Die Arterien *c* sowohl als die Venen *g* sind nur in ihrem inneren Theile zu verfolgen, weiter außen ist an ihre Stelle lockeres Bindegewebe getreten. Pigment erscheint einestheils in dem Bindegewebe, welches den inneren Theil der Intercostalarterien *c* umgiebt (Fig. 15 *c'*), und in demjenigen, welches an Stelle des äußeren Theils derselben getreten ist (Fig. 15 *c''*), bis hinauf zu den Punkten, wo diese Arterien unter der Haut in die Hautvenen *a* resp. *a'* und die Längsvene II einmündeten; und gerade hier trifft man geringe Mengen[2] von Pigment auch in der Cutis und Epidermis, welche die ersten Anlagen der »oberen Seitenreihe« bilden (Fig. 15 *OS*). Andererseits ist Pigment in dem Bindegewebe rings um die Venen *g* (Fig. 15 *g'*), so weit diese als Gefäß sichtbar sind, oder in ihrer dorsalen Fortsetzung in bedeutenderer Menge vorhanden als in dem I. Stadium. Es sind also zwei ganz bestimmte, in ihrem äußeren Verlauf zusammenfallende Bahnen, auf denen pigmentirte Bindegewebszellen zu treffen sind (Fig. 15 *c'*–*c''* u. *g'*–*c''*).

---

[1] cf. p. 372 u. 374.

[2] In Fig. 15 ist das Pigment der oberen Seitenreihe der Deutlichkeit halber etwas zu stark gezeichnet.

Demnach folgt also: Die Flecken der »oberen Seitenreihe« sind die Endpunkte von ganz bestimmten Pigmentbahnen, welche von denjenigen Gebieten im Inneren des Körpers, in denen Pigment zuerst auftrat, nach der Epidermis hinführen. Diese Pigmentbahnen fallen zusammen mit dem Verlaufe von Gefäßen, welche theils noch vorhanden theils durch lockeres Bindegewebe ersetzt sind.

Auch hier, glaube ich, bleibt nichts übrig, als entweder anzunehmen, dass das Pigment in jenen Bahnen durch wandernde Bindegewebszellen, in deren Plasma und Fortsätzen es auch hier immer nur auftritt, verschleppt wird oder dass es in diesen Bahnen successive von innen nach außen entsteht. Jedenfalls wird bezüglich der Gründe, welche hier zur Entstehung einer regelmäßigen Fleckenreihe führen, genau dasselbe zu sagen sein wie bei der mittleren Seitenreihe[1]:

1) Die Flecken entstehen an denjenigen Stellen des Epithels, an welches aus dem Inneren des Körpers Pigmentbahnen, die mit dem Verlauf von Gefäßen übereinstimmen, in regelmäßigen Abständen herantreten.
2) Da diese Gefäße einmünden in eine unter der Haut gelegene Längsvene, oder falls diese fehlt, da die Einmündungsstellen jedenfalls in einer Längsreihe angeordnet sind[2], so muss von den Pigmentbahnen und also auch von ihren Endpunkten, eben den Flecken, dasselbe gelten.

Die Verhältnisse sind hier also außerordentlich ähnlich denen, welche bei der Anlage der mittleren Seitenreihe in Betracht kommen. Nur Eines möchte ich nicht ohne Weiteres behaupten, nämlich dass es sich auch hier um Obliterationsvorgänge handle. Zwar wurde im Vorhergehenden bemerkt, dass die äußeren Theile sowohl der Intercostalarterien *c* als auch der an der Außenseite der Muskelbündel des Rückens verlaufenden Venen *g* in der Periode, in welcher die Dorsalflecken zur Anlage kommen, ersetzt seien durch lockeres Bindegewebe und dasselbe gilt auch von dem dorsalen Theil der Hautvenen *a* und den Venen *a'*; auch habe ich nie mit Sicherheit Blutkörper innerhalb dieses Bindegewebes gefunden. Trotzdem könnte Rathke Recht haben, wenn er sagt[1], dass von dem Ende der II. Periode an die Intercostalarterien an der Stelle, wo sie an die Haut gelangen, sich verästeln und also nicht mehr einfach in die Hautvenen übergehen. Wenn man sich überlegt, welches Bild diese Verästelungen unter dem Mikroskope geben müssten, so wird man wohl zu erwarten haben, dass diese feinen Verästelungen eines schon an und für sich feinen Gefäßes im Bindegewebe eben auch wie lockeres Bindegewebe aussehen würden, wenn nicht gerade Blut in ihnen gestaut ist. Demnach wäre es sehr wohl denkbar, dass das lockere Bindegewebe nichts ist als ein von den capillaren Verzweigungen der Intercostalarterien resp. Hautvenen durchsetztes Gewebe; die Annahme einer Obliteration der betreffenden Gefäße ist jedenfalls nicht nothwendig. Übrigens ist der histologische Vorgang, der bei einer solchen Ersetzung eines vorher einfachen Gefäßes durch capillare Verästelungen eintritt, nicht sehr verschieden von dem, welcher bei der Obliteration zu beobachten ist: in beiden Fällen handelt es sich um Wucherungen von Bindegewebszellen in dem Innenraum des Gefäßes, welche im ersten Falle — abgesehen von der nothwendigen Erweiterung des Gefäßgebietes — den Raum für eben jene Capillaren frei lassen, im zweiten dagegen das Lumen des Gefäßes vollkommen ausfüllen.

---

[1] cf. p. 381.

[2] cf. p. 368 u. 376.

Zu besprechen ist noch die Anlage der »unteren Seitenreihe«. Das Wenige, was ich hier beobachten konnte, ist, dass das Pigment zuerst auftritt in der Umgebung der inneren Theile der Arterien, welche aus dem Inneren des Körpers, wo zuerst Pigment überhaupt vorhanden ist, hinführen zu denjenigen Längsvenen (*IV*), über denen die »unteren Seitenreihen« sicher entstehen[2]. Im gegebenen Falle sind diese Arterien die äußeren Bauchäste (*d*) der Intercostalarterien. Ob auch hier das Pigment einen kontinuirlichen Weg bildet von innen nach außen, der dem Verlauf jener Arterien folgt und dessen Endpunkt dann immer ein Fleck der »unteren Seitenreihe« wäre, ob es sich auch hier um Vorgänge der Obliteration oder capillaren Verästelung der vorher einfachen Arterien und Venen handelt, kann ich nicht entscheiden. Wenn man freilich das früher über die Längsvenen *II* und *IV* Gesagte[3] bedenkt und wenn man die schematische Figur 9 betrachtet, so wird die Symmetrie in der Lage der beiden Venenpaare und besonders die Ähnlichkeit in der Art, wie sie durch arterielle und venöse Gefäße mit den

---

[1] III, p. 105. [2] cf. p. 371. [3] p. 375 ff.

Hauptarterien und -Venen des Körpers verbunden sind, ohne Weiteres auffallen. Wenn dann über beiden Venenpaaren je eine Fleckenreihe entsteht, so liegt die Vermuthung nahe, dass es sich in beiden Fällen um wesentlich dasselbe handle. Man ist versucht, die bei der »oberen Seitenreihe« gefundenen Ergebnisse auch auf die »untere Seitenreihe« zu übertragen, muss sich dabei aber natürlich der Möglichkeit bewusst sein, dass noch gewisse Veränderungen anzubringen sind, wenn die Ergebnisse auch für die untere Seitenreihe gelten sollen.

Im Vorhergehenden[1] wurde die Frage offen gelassen, ob das Pigment in den angegebenen Bahnen aus dem Inneren des Körpers nach außen durch wandernde Bindegewebszellen verschleppt wird, oder ob es in diesen Bahnen und also auch den Endpunkten derselben, jenen Flecken in der Epidermis, erst entsteht. Die Frage ist demnach in letzter Linie identisch mit der nach der »Herkunft des Epithelpigments«, einer Frage, die gerade in den letzten Jahren von einer Reihe von Forschern behandelt wurde. Die meisten derselben sind durch ihre Untersuchungen, die sich auf die verschiedensten Thierklassen bezogen, zu dem Schluss gekommen, dass eine Übertragung des Pigments in das Epithel durch wandernde Bindegewebszellen in der That anzunehmen sei.

Erst kürzlich ist nun eine sehr interessante Abhandlung[2] über den Gegenstand von Prof. Dr. Schwalbe erschienen, in welcher dieser aus seinen Beobachtungen am Hermelin für dieses auf eine Entstehung des Pigments in der Epidermis selbst schließt — denn auf Schlüsse ist man hier unter allen Umständen angewiesen, da man ein Entstehen des Pigments unter dem Mikroskope eben so wenig direkt sehen[3] kann, wie ein Verschleppen desselben durch pigmentirte Wanderzellen — und dann in einer »kritischen Besprechung« der bis jetzt über die vorliegende Frage erschienenen Arbeiten eine andere Herkunft des Epithelpigments für »mindestens sehr zweifelhaft«[4] erklärt. Angeregt durch das Studium der Schwalbe'schen Schrift habe ich versucht, die Verhältnisse des Pigments bei den Ringelnatterembryonen nach denjenigen Richtungen hin zu untersuchen, welche mir nach jener Abhandlung für die ganze Frage als wesentlich erschienen.

1) Schwalbe schließt aus der sicher festgestellten Thatsache, dass einerseits Pigment in der Epidermis, dagegen nicht in dem darunter liegenden Bindegewebe, andererseits Pigment in dem Bindegewebe, dagegen nicht in der darüber liegenden Epidermis vorkommen kann,

---

[1] p. 384 f. u. p. 385. [2] V. [3] V, p. 578. [4] V, p. 590.

»auf die Unabhängigkeit der Epithel- von der Bindegewebspigmentirung«[1].

Ich habe meine Befunde bei den Ringelnatterembryonen nach dieser Richtung hin schon mitgetheilt[2]: Das Pigment tritt immer an denjenigen und nur an denjenigen Stellen der Epidermis auf, an denen auch die Cutis und das darunter liegende Bindegewebe bis hinein zur inneren Bauchwand pigmentirt ist. Daraus glaube ich schließen zu müssen, dass hier in der That ein Zusammenhang besteht zwischen der Epithel- und Bindegewebspigmentirung. Ein zwingender Grund für die Annahme der Entstehung des einen aus dem anderen durch Einschleppung liegt allerdings nicht vor.

2) Schwalbe spricht die Vermuthung aus, dass Bindegewebs- und Epidermispigment »ihre gemeinsame Quelle in der in den Saftbahnen des Bindegewebes und in den Intercellularlücken des Epithels sich verbreitenden Ernährungsflüssigkeit«[3] habe. Er bemerkt dazu weiter: »Endlich ist nicht außer Acht zu lassen, dass Pigment auch in den Saftlücken des Bindegewebes abgelagert werden kann. Allerdings wird dies von der Mehrzahl der Autoren in Abrede gestellt, widerlegt wurde aber diese Möglichkeit nicht.«

Ich habe demnach mit starken Vergrößerungen (Seibert's homogener Immersion 1/12) nach Pigmentkörnchen in den Bindegewebslücken gesucht, habe sie aber nirgends finden können, vielmehr ergab sich dadurch nur noch sicherer die Berechtigung meiner Behauptung[4], dass das Pigment im Bindegewebe nur in dem Plasma und den Fortsätzen der Bindegewebszellen selbst vorkommt.

3) Ein Hauptbeweismittel nimmt Schwalbe der »Einschleppungstheorie« dadurch aus der Hand, dass er die sternförmigen pigmentirten Zellen, welche sich zwischen den Epidermiszellen finden und die bis dahin immer für in die Epidermis eingewanderte Bindegewebszellen gehalten wurden, zurückführt auf eine Art mikroskopischer Täuschung. Er weist p. 583 auf die Erscheinung hin, dass sich im Epithel »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt« finden, dagegen »auf weite Strecken kein dazu gehöriger Zellkörper«. Es heißt dann: »Wollte man hier an Melanocyten festhalten, welche sich innerhalb der Intercellularlücken ausbreiten, so hätte man anzunehmen, dass diese immerhin kleinen Gebilde zu einem vollständigen Netz dünner Fäden, welches zahlreiche Epithelzellen einschließt, auflösen, oder dass dieses Netz durch Zusammenfließen mehrerer netzförmig ausgebreiteter Melanocyten entsteht, während derartige Produktionen von farblosen Wanderzellen im Epithel sonst nicht bekannt sind.« Diese Erscheinung

---

[1] V, p. 585.
[2] p. 378 u. 385.
[3] V, p. 586.
[4] p. 378 u. 385.

lasse sich viel einfacher erklären, wenn man annehme, dass das Pigment in den Intercellularlücken abgelagert sei; auch dann werde man das Bild von sternförmig verästelten Zellen erhalten. Denn »denken wir uns noch so feine Schnitte durch ein mehrschichtiges Epithel gelegt, so wird es nicht ausbleiben, dass wir die zwischen gegenüber liegenden Zellflächen vorhandenen flachen Spalten bald im Durchschnitt senkrecht zu ihrer Flächenausdehnung, bald parallel der letzteren in den Schnitt bekommen. Im ersteren Falle erhalten wir Pigmentfäden, im letzteren einen scheinbar pigmentirten Zellkörper, in Wirklichkeit die den darunter liegenden Zellkörper deckende pigmentirte, in ihrer ganzen Flächenausdehnung sichtbare intercellulare Spalte«. »Ich habe bisher den einfacheren Fall angenommen, dass nur in den Intercellularlücken Pigment vorhanden sei. Es ist mir fraglich, ob dieser Fall thatsächlich vorkommt. — Wenn aber beides — (Pigmentablagerung in den Intercellularlücken und celluläre Pigmentirung) — vorkommt, so sind die äußerst wechselnden Formen sog. sternförmiger Pigmentzellen nach obigen Auseinandersetzungen nicht minder leicht verständlich.«

Ich habe die Bilder, welche die Schnitte durch die Haut der Ringelnatterembryonen bei starken Vergrößerungen ergaben, darauf hin geprüft, ob die Schwalbe'sche Annahme zu ihrer Erklärung hinreicht. Man hat es hier, wie ich ausdrücklich feststellen möchte, mit dem Falle zu thun, dass Pigment sich nur in den Intercellularlücken befindet, während die Epithelzellen selbst wenigstens in dem Stadium, in welchem sich die von mir untersuchten Thiere befanden — bei ausgewachsenen lässt sich das nicht recht beurtheilen —, nie pigmentirt sind. Man trifft hier auch »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt und auf weite Strecken keinen dazu gehörigen Zellkörper«, und in den allermeisten Fällen lässt sich in der That auf die Schwalbe'sche Annahme eine außerordentlich plausible und in ihrer Einfachheit bestechende Erklärung gründen. Dagegen spricht eben nur das, dass, wenn auch selten, doch in einzelnen Fällen ganz sicher Zellen mit Zellkernen vorhanden sind, von denen pigmentirte Verzweigungen ausgehen und die nach Form und Lage von den charakteristischen Zellen des Cylinderepithels total verschieden sind. Eine Erklärung dieser Kerne im Sinne der Schwalbe'schen Annahme muss hier als vollkommen ausgeschlossen betrachtet werden, besonders wenn sie zwischen Cutis und Rete Malpighi liegen und in beides ihre sicher zu verfolgenden Fortsätze ausschicken. In diesen — allerdings sehr seltenen — Fällen sind also die pigmentirten Verästelungen jedenfalls in der Nähe jener Zellkerne als pigmentirte Fortsätze jener Zellen in den Intercellularlücken der Epidermis anzusehen. Solche Vorkommnisse, wenn sie einmal sicher konstatirt sind, machen immerhin wahrscheinlich, dass die Verhältnisse auch in anderen Fällen, wo Kerne in der Nähe nicht sichtbar sind, eben so liegen. Die Thatsache, dass auf weite Strecken kein Kern vorhanden ist, glaube ich wäre kein Grund dagegen. Man sehe sich nur einmal bei einem Ringelnatterembryo die pigmentirten Bindegewebszellen im Bindegewebe der Bauchplatten an: hier finden sich auch, und zwar in der allerschönsten Weise »ganze Netze mit Pigmentkörnchen injicirt und auf weite Strecken kein dazu gehöriger Zellkörper«. Warum sollen dieselben »Produktionen« pigmentirter Bindegewebszellen in der Epidermis unmöglich sein?!

Dem Gesagten ist wohl wenigstens das zu entnehmen, dass verschiedene Gründe, die Schwalbe der »Einschleppungstheorie« entgegenhält, nicht stichhaltig wären, wenn ich die Annahme machen würde, es finde bei den Ringelnatterembryonen eine Wanderung der pigmentirten Bindegewebszellen nach der Epidermis hin statt. Durch das von innen nach außen fortschreitende Auftreten der pigmentirten Bindegewebszellen auf ganz bestimmten Bahnen ist eine solche Annahme nahe gelegt, sie würde auch die beobachteten Erscheinungen befriedigend erklären. Zu bemerken ist aber, dass eben für die Annahme positive Gründe, Beobachtungen, die einen direkten Schluss auf Wanderung der Bindegewebszellen gestatteten, fehlen. Außerdem scheint mir durch eine Beobachtung Vorsicht geboten, die ich überall zu machen Gelegenheit hatte, im Vorhergehenden aber nicht besonders erwähnt habe, dass zwar in der ganzen Cutis an den in Betracht kommenden Stellen Pigment sich sicher zum Theil in verhältnismäßig bedeutender Menge vorfindet, aber gerade in den tiefsten, dem Inneren des Körpers zu gelegenen, allerdings auch wesentlich festeren Schichten, viel weniger häufig als in den äußeren dem Rete Malpighi anliegenden.

Für die andere Annahme, wonach das Pigment an denjenigen Stellen, an denen es beobachtet wird, also auch in der Epidermis selbst entsteht, habe ich nicht nur keine positiven Gründe, sondern sie scheint mir auch zu versagen bei der Erklärung der oben angeführten Thatsache, wonach das Epidermispigment auf diejenigen Stellen beschränkt ist, an denen auch das darunterliegende Bindegewebe pigmentirt ist, und dass an diesen Stellen erst dann Pigment in dem Epithel auftritt, wenn das darunter gelegene Bindegewebe pigmentirt ist.

Aus diesen Gründen glaube ich nicht die Berechtigung zu haben, in der oben[1] aufgestellten Frage mich nach der einen oder anderen Seite zu entscheiden; dass aber ein Zusammenhang zwischen den Gefäßen und der Pigmentirung besteht, das dürfte nach dem Vorhergehenden unzweifelhaft sein.

---

[1] p. 381.

In der Frage nach der Herkunft des Hautpigments der Ringelnatter war es mir also nicht möglich, zu entscheidenden Ergebnissen zu kommen. Die Untersuchung galt ja auch von vorn herein nicht diesem Probleme, vielmehr drängte sich mir die Frage, deren Beantwortung die vorliegende Arbeit versuchen soll, auf bei Studien über die Zeichnung der Schlangen nach ähnlichen Gesichtspunkten, wie sie Eimer bezüglich der Wirbelthierzeichnung überhaupt verfolgte. Auch für diese Seite ergab die Untersuchung der Embryonen, wie schon hervorgehoben wurde[1], die wichtige Thatsache, dass die Fleckenzeichnung von Tropidonotus natrix »primär« ist, d. h. die Fleckenzeichnung die erste embryonale Anlage der Zeichnung bildet. Nach Allem, was wir über den Zusammenhang zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung wissen, ist man allerdings berechtigt, daraus Schlüsse auch für die phylogenetische Entstehung der Ringelnatterzeichnung zu ziehen, nicht aber dazu, sie auch auf die anderen Schlangen oder gar noch Eidechsen auszudehnen. In diesem Sinne scheint mir die Thatsache, dass von der hypothetischen Streifenzeichnung, die nach Werner noch jetzt in der dunkeln Rückenfärbung erhalten sein soll[2], embryonal keine Spur sich vorfindet, dass sie vielmehr auftritt erst nach der Fleckenzeichnung, unbedingt gegen die Werner-sche Annahme zu sprechen: man hätte ja sonst den eigenthümlichen Fall, dass das phylogenetisch Primäre ontogenetisch sekundär aufträte und umgekehrt. Überhaupt glaube ich auch noch aus ganz anderen Gründen[3], dass die Ausführungen[2] Werner's über die Natterzeichnung durchaus nicht das Richtige treffen — wie ja schon die zahlreichen, noch dazu in seinen drei verschiedenen Schriften wiederholten Verbesserungen die eigene Unsicherheit von vorn herein vermuthen lassen — und die Beiziehung von Amphiesma stolatum und rhodomelas für seine Ansicht zeigt mir nur, dass Werner sich auch bezüglich der Amphiesmazeichnung getäuscht hat.

Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Fleckenreihen der Ringelnatter ursprünglich aus Streifen entstanden sind. Aus den Befunden bei den Embryonen geht hervor, dass die Flecken von Tropidonotus natrix als primär anzusehen sind, so lange man nur die

---

[1] p. 372. [2] III, a, p. 42 ff.

[3] Diese Gründe werde ich in einer späteren Arbeit näher erörtern.

Natricinen in Betracht zieht. Dehnt man aber die Betrachtung auf die Gesammtheit der Schlangen aus, so ist es sehr wohl möglich, dass in diesem Rahmen die Fleckenzeichnung der Natter als eine sekundäre Form aufzufassen ist. Überhaupt sind die Schlangen sehr umgebildete, in ihrer Art fortgeschrittene Thiere, so dass es gerade nach den von Eimer aufgestellten Gesetzen nicht zu verwundern ist, wenn ihre Zeichnung eine sehr vorgeschrittene ist, und wenn die erste, ursprünglichste Zeichnung, die von Eimer bei den Echsen, ihren Stammeltern, beschriebene Längsstreifung, bei den Schlangen überwunden wäre und selbst in embryonalem Zustande nicht mehr wiederkehren sollte; bei den Schlangen vorkommende Längsstreifung würde dann als sekundär erscheinen.

Ich beschäftige mich gegenwärtig mit diesen Fragen, hier beabsichtige ich nicht näher darauf einzugehen: der eigentliche Zweck meiner Untersuchung war die Erforschung der entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Verhältnisse, welche die Gesetzmäßigkeit der Ringelnatterzeichnung bedingen. Nachdem Professor Eimer seiner Zeit zuerst auf diese Gesetzmäßigkeit für einen engen Kreis von Thieren aufmerksam gemacht hatte, ist die Thatsache dieser Gesetzmäßigkeit durch ihn selbst und Andere in der überraschendsten Weise festgestellt worden. Für die von Eimer aufgestellte Theorie dürfte es immerhin von Wichtigkeit sein, wenn die Frage nach den anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen, deren Produkt jene Gesetzmäßigkeit ist, die Frage also nach den Ursachen jener Gesetzmäßigkeit, wenn auch zunächst nur an einer Art verfolgt wurde.

Tübingen, Mai 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

A.coll, Arteria collaris;
Ao, Aorta;
O.S, obere Seitenreihe;
M.S, mittlere Seitenreihe;
Q.G, Quergefäß (cf. p. 375 f.);
V.epig, Vena epigastrica;
V.epur, Vena epurica;
V.G, Verbindungsgefäß (cf. p. 379);
zu *I, II, III, IV, V, a, a′, b, b′, c, c′, c″, d, d′, e, f, g* cf. Text.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Dorsale Ansicht des Schwanzes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 2. Seitenansicht des Schwanzes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 3. Seitenansicht des Rumpfes. Anfang der III. Periode. Vergr. 16.

Fig. 4. Seitenansicht eines Embryos. Mitte der III. Periode. Vergr. 10.

Fig. 5. Querschnitt vor dem Auge. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 6. Querschnitt hinter dem Auge. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 7. Querschnitt direkt vor dem Herzen. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 8. Querschnitt durch den Schwanz. Anfang der III. Periode. Vergr. 45.

Fig. 9. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf. Anfang der III. Periode. Arterien roth, Venen blau.

Fig. 10—14. Querschnitte durch die Vena epigastrica aus der Mitte der III. Periode. Vergr. 140.

Fig. 15. Querschnitt vor dem Herzen. Mitte der III. Periode. Vergr. 70.

In den Fig. 10—15 ist das Pigment blau gezeichnet.

Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten.

Von

Dr. **Richard Hesse,**
Assistent am Zoologischen Institut in Tübingen.

(Aus dem Zoologischen Institut in Tübingen.)

Mit Tafel XXIV, XXV und 3 Textfiguren.

I. Über die Muskeln der Oligochaeten.

Die verschiedenen Auffassungen, welche die Muskulatur der Oligochaeten, insbesondere die des Regenwurms, früher erfahren hat, sind von Rohde (25) schon so ausführlich dargelegt, dass ich einer Wiederholung überhoben bin. Rohde selbst hat als Erster die Elemente der Längsmuskellage bei den Lumbriciden als übereinstimmend mit denen bei den übrigen Oligochaeten erkannt und nachgewiesen, dass der Unterschied diesen gegenüber lediglich auf der Anordnung der Muskelzellen beruht, wie sie bei Lumbricus statt hat. Ude, dessen Arbeit (31) etwa gleichzeitig mit der Rohde's erschien, der aber auf eine vorläufige Mittheilung dieses Autors noch Bezug nehmen konnte, sprach sich dahin aus, dass die Längsmuskelbündel der Lumbriciden sich aus Elementen zusammensetzen, die den einzelnen Muskelzellen der Ringmuskulatur gleichwerthig sind, und dass die letzteren mit »auf der Oberfläche anlagerndem Kerne den nematoiden Muskeln vergleichbar« sind; im Inneren der Ringmuskelfasern sah er auf Querschnitten keine Kerne. Weiter weist er Claparède's Annahme einer fiederförmigen Anordnung der Längsmuskelfasern zurück und stellt fest (wie auch Rohde), dass diese in Bündeln zusammenstehen, derart, dass jedes Mal die Hälften zweier benachbarten Fiedern Claparède's zu einem Bündel vereinigt sind. Cerfontaine (5) bespricht ebenfalls die Elemente der Regenwurmmuskulatur des Genaueren, doch ist ihm dabei die schöne Arbeit Rohde's (25) ganz entgangen. Er verfolgt den feineren Bau der Muskelelemente, und kommt weiter zu dem Ergebnis, dass nicht alle Muskelfasern Kerne besitzen; zwar giebt er zu, dass die größeren der zwischen den Muskelfasern zerstreuten Kerne zu diesen in Beziehung stehen; doch ist »ihre Zahl zu beschränkt im Verhältnis zur Zahl der Muskelelemente, als dass es möglich wäre, das Vorhandensein eines solchen Kernes für jedes dieser Elemente zuzugestehen«. Betreffs der Anordnung der Längsmuskulatur schließt er sich der Ude'schen Auffassung an, zeigt jedoch, dass die Muskelfaserbündel nicht von einer Membran oder Lamelle eingehüllt sind, wie jener meinte. — Über die Muskeln der übrigen Oligochaeten außer

Lumbricus finden sich in den verschiedenen Einzelbehandlungen Angaben, die jedoch in der Auffassung der Muskelelemente immer auf Ratzel's Eintheilung in bandförmige, nematoide und Hirudineenmuskeln zurückkommen; die Längsmuskelfasern werden einer der beiden ersten, die Ringmuskelfasern durchgängig der letzteren Gruppe zugetheilt. In einer früheren Arbeit (12) habe ich nachgewiesen, dass bei den Enchytraeiden die gesammte Muskulatur aus Muskelzellen besteht, welche der nematoiden Grundform angehören.

Zunächst wende ich mich zur Untersuchung der histologischen Beschaffenheit der Oligochaetenmuskeln. Am leichtesten zu verstehen ist der Bau der Längsmuskelzellen bei denjenigen niederen Oligochaeten, die man früher als Limicolen[1] zusammenfasste. Hier haben wir in der Längsmuskelschicht eine Lage von Muskelzellen (außer bei einigen Enchytraeiden), welche auf Querschnitten meist deutlich eine äußere **U**-förmige und dunkelfärbbare kontraktile Rinde erkennen lassen; der Zwischenraum zwischen den beiden Schenkeln des **U** ist von unverändertem Protoplasma erfüllt. Auf manchen Schnitten sieht man dies Plasma oben über die Schenkel hinaustreten, und in diesem Theile desselben findet sich der Kern. Die Schenkel des **U** stehen bald dichter, bald weniger dicht bei einander, so dass von dem unveränderten Plasma zwischen ihnen bald nur Spuren, bald ziemlich reichliche Mengen vorhanden sind. Es wechselt dies nicht nur bei den verschiedenen Arten, sondern bei demselben Thiere und selbst auf dem gleichen Körperquerschnitte. Solche Querschnittsbilder entsprechen langgestreckten hohen, aber schmalen Muskelzellen, bei denen nur die äußeren Theile des Zellplasmas kontraktil sind und einen Mantel bilden, der einen Rest unveränderten Plasmas von drei Seiten umgiebt, an der nach der Körpermitte gekehrten Schmalseite aber zum Theil frei lässt; in der Mitte dieser Seite nun ist an einer Stelle das Plasma stärker hervorgewölbt und enthält den zu der Zelle gehörigen Kern. Wir haben es also mit Muskeln zu thun, die nach der nematoiden Grundform gebaut sind. (Den inneren Plasmarest hat man, wo er gering ist, oft übersehen, und dann von bandförmigen Muskelfasern gesprochen.) So finden wir die Längsmuskeln bei Chaetogaster, Nais, Tubifex und seinen Verwandten, Lumbriculus und Verwandten und den Enchytraeiden.

Die Ringmuskulatur der Limicolen besteht ebenfalls aus Muskelzellen. An senkrechten Längsschnitten jedoch sowie an Querschnitten durch die Thiere kann man ihre Natur nur schwierig erkennen. Man bekommt im ersten Falle Querschnitte der Muskelzellen zu Gesicht, an denen man wiederum deutlich eine kontraktile Rindensubstanz und eine unveränderte, von jener umgebene Plasmamasse unterscheiden kann. Die kontraktile Rinde ist manchmal ganz geschlossen, manchmal an der proximal gelegenen Seite offen. Kerne findet man nicht. Die Längsschnitte der Muskelzellen geben noch weit weniger Aufklärung. Macht man jedoch horizontale Längsschnitte durch den Wurm, so bekommt man ein überraschendes Ergebnis: in einigen auf einander folgenden Schnitten sieht man, wie die Plasmatheile aller Ringmuskelquerschnitte weit über die kontraktile Rinde hinaus verlängert sind und in diesen Verlängerungen den Kern tragen (Fig. 5, 7, 8, 9). Diese äußeren Plasmatheile sind hier weit länger als bei den Längsmuskelzellen. Wir haben es also, wie sich hiermit herausstellt, auch bei den Zellen der Ringmuskellage mit nematoiden Muskelzellen zu thun. Dazu finden wir noch die Besonderheit, dass diese Plasmatheile alle in zwei Längslinien am Körper angeordnet sind, und diese Längslinien entsprechen den Seitenlinien Semper's[1]. Diese Verhältnisse habe ich schon früher (12) bei den Enchytraeiden nachgewiesen, jetzt kann ich das gleiche Verhalten bestätigen für Chaetogaster diaphanus, Nais elinguis und Stylaria lacustris, Tubifex rivulorum, Limnodrilus Udekemianus und Hoffmeisteri und Lumbriculus variegatus[2].

---

[1] Obgleich ich mich vollkommen Vejdovský's Auffassung anschließe, dass eine Trennung in Terricolen und Limicolen nicht berechtigt ist, so möchte ich doch der Kürze halber die Bezeichnung Limicolen im Sinne Claparède's hier anwenden, und fasse darunter unsere wasserbewohnenden Oligochaeten (ausgenommen Criodrilus) und die Enchytraeiden zusammen.

---

[1] Vejdovský schlägt vor, die Seitenlinien der Oligochaeten, so lange ihr Zusammenhang mit den Seitenlinien der Wirbelthiere noch nicht erwiesen ist, Ganglienzellstränge zu nennen. Er fasst dabei, wie auch die von ihm angezogene Fig. 25 seiner Taf. XII zeigt, die Plasmatheile der Muskeln als unipolare Ganglienzellen. Nach meinen Ausführungen hier und in meiner früheren Arbeit lässt sich jedoch dieser Name nicht aufrecht erhalten, und ich belasse für diese Theile den eingebürgerten Namen »Seitenlinie«, natürlich ohne irgend welche Ähnlichkeit mit den Seitenlinien der Wirbelthiere dabei einschließen zu wollen. Im Übrigen ist mir nicht klar, wie sich jener verdiente Oligochaetenforscher diese Ganglienzellstränge und ihre Wirkungsweise vorgestellt hat. Centralorgane sollten es wohl kaum sein; als Leitungsbahnen sind solche Ganglienzellreihen ohne Einschaltung von Nervenfasern anderweitig in der Thierreihe nicht bekannt. Die Bestandtheile der Stränge sind nach Vejdovský unipolare Ganglienzellen, die ihren Fortsatz offenbar nach der Peripherie senden sollen; darüber, wie sie unter einander zusammenhängen, finde ich keine Erklärung. Mit unseren Vorstellungen über nervöse Leitungsbahnen stimmen diese Angaben jedenfalls nicht.

[2] Vejdovský giebt an, dass die Seitenlinien »als allgemeiner Charakter der Oligochaeten« zu betrachten seien. Er fand sie auch bei jungen Lumbriciden, während sie bei den ausgewachsenen Thieren fehlen. Leider konnte ich nicht untersuchen, ob sie hier die gleiche Natur haben wie bei den Limicolen, zweifle aber nicht daran; jedenfalls wäre es interessant zu sehen, ob die Ringmuskulatur sich bei den Lumbriciden ursprünglich eben so anlegt wie bei den Limicolen. Das Vor-

Bei Branchiobdella sind die Muskelzellen von gleichem Typus; doch konnte ich Seitenlinien bei diesem Wurme nicht finden. Bei Phreoryctes haben wir, so weit meine Untersuchungen an altem Material reichen, folgende Verhältnisse: es ist, wie auch Timm (30) fand, eine Seitenlinie vorhanden, jedoch ist sie nur sehr schwach; sie besteht, so viel ich erkennen kann, aus Plasmatheilen von Ringmuskelzellen, aber es gehen nicht alle Ringmuskelzellen in sie ein, sondern bei einer ganzen Anzahl derselben liegt der Kern von der kontraktilen Rindenschicht umschlossen.

Wenn nun auch in den Grundzügen der Bau der Ringmuskelzellen bei den angeführten Limicolen der gleiche ist, so ist doch im Einzelnen die Gestalt der Muskelzellen und somit auch der Ringmuskelquerschnitte, eben so wie der zugehörigen Plasmatheile, sehr wechselnd. Die Muskelquerschnitte sind schmal und hoch, mit verschwindend geringem Plasma zwischen der kontraktilen Hülle, bei Chaetogaster (Fig. 5), Nais und den Limnodrilen (Fig. 9); in diesem Falle beginnen auf Querschnitten durch die Muskelzellen (also Längsschnitten durch das Thier) die Plasmatheile der Muskelzellen unten ganz schmal und verbreitern sich nach oben, haben also eine lang-birnförmige Gestalt; auf Längsschnitten durch die Muskelzelle sind die Plasmatheile bei Chaetogaster (Fig. 6 *pt*) ebenfalls schlank birnförmig, bei Limnodrilus (Fig. 10 *pt*) aber von unten an breit, nach oben noch an Breite zunehmend. Ähnlich wie bei letzterem sind die Plasmatheile der Ringmuskelzellen von Tubifex (Fig. 7 und 8), doch ist hier der Basaltheil etwas anders: es weicht die kontraktile Hülle hier weiter aus einander und enthält mehr Plasma zwischen sich (Fig. 7); nach außen zu sind die Muskelzellen meist keilartig zugeschärft. Bei Fridericia endlich, einem Enchytraeiden, sind die Querschnitte der Basaltheile breit **U**-förmig, nach oben weit offen, und dem entsprechend die kernhaltigen Plasmatheile auch unten schon breit, nach oben nehmen sie an Breite zu (Fig. 21 *a* meiner Arbeit [12]). — Die Plasmatheile stehen in den Seitenlinien nicht immer vollkommen senkrecht zur Längsachse des Wurmes, sondern neigen sich oft in Gruppen nach vorn oder hinten[1]. — An den Plasmatheilen bei Tubifex beobachtete ich in mehreren Fällen

---

handensein oder Fehlen von Seitenlinien ließe sich vielleicht als Grundlage für eine Eintheilung der Oligochaeten wählen; Formen wie Phreoryctes würden danach an die Grenze zwischen Terricolen und Limicolen zu stehen kommen; Branchiobdella, bei der die parasitische Lebensweise neben anderen Veränderungen auch den Schwund der Seitenlinie herbeigeführt hat, müsste anhangsweise den Limicolen zugeordnet werden.

[1] Diese Erscheinung mag Anlass gegeben haben zu der Annahme Semper's, dass die Seitenlinien von Chaetogaster unterbrochen seien — was schon von Vejdovský (32) richtiggestellt wurde.

fadenförmige Fortsätze (Fig. 7); sollten dieselben der Verbindung mit den Nerven dienen?

Jetzt kommen wir auf die Muskeln der Lumbriciden zu sprechen.

Die Längsmuskulatur der Lumbriciden zerfällt in Bündel, auf deren Beschaffenheit wir weiter unten näher eingehen wollen. Die Bestandtheile dieser Bündel aber sind Muskelzellen, welche den Längsmuskelzellen der Limicolen gleichwerthig sind (Rohde); sie gehören, wie diese, der nematoiden Grundform der Muskelzellen an, das heißt sie haben einen kontraktilen Theil, der einen Rest unveränderten Plasmas mantelartig umschließt, und einen kerntragenden Plasmatheil außerhalb der kontraktilen Hülle, der mit jenem Plasmarest zusammenhängt. Doch liegt bei den Lumbriciden diese Natur der Längsmuskelzellen nicht so klar vor Augen wie bei den Limicolen. Denn auf Querschnitten erkennt man nur an einzelnen Zellen deutlich den Plasmarest zwischen den Schenkeln der kontraktilen Substanz (Fig. 2 und Textfigur I *a*), bei anderen ist derselbe noch in Spuren vorhanden, so dass man ihn eben als dünne blasse Linie zwischen der dunkelgefärbten Rinde erkennen kann (Textfigur I *b*); bei den meisten jedoch fehlt er ganz (Textfigur I *c*). Bei den beiden ersten sieht man den Plasmatheil, der den Kern trägt, deutlich mit jenem Plasmarest zusammenhängen, bei den letzteren sitzt dieser Plasmatheil dem proximalen Rande der Muskelzelle dicht auf (Textfigur I). Es leuchtet ein, dass alle diese Zellen aus gleichen Anlagen hervorgegangen sein müssen; nur die mehr oder weniger starke Ausbildung der kontraktilen Rindensubstanz bewirkt die Unterschiede zwischen ihnen, und das Überwiegen der Zellen der dritten Art bewirkt, dass die anderen leicht übersehen werden, und erschwert somit die richtige Erkenntnis über die Natur dieser Muskelzellen, um so mehr als auch die Zugehörigkeit des anliegenden Kernes nicht so in die Augen springt wie bei jenen.

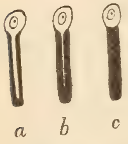


Fig. I. Querschnitte der Längsmuskelzellen von Lumbricus (Schema).

Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, dass man auf den Querschnitten durch ein Längsmuskelbündel nur bei wenigen Muskelzellen, etwa einer oder zweien, oft auch bei keiner, den Plasmatheil mit dem Kerne sieht. Hierfür giebt uns aber folgende Überlegung eine befriedigende Aufklärung: ich habe an Zupfpräparaten mehrfach die Länge der Längsmuskelzellen von Lumbricus herculeus gemessen und sie zu 3,3 mm, 4,1 mm und 5,5 mm gefunden, durchschnittlich also zu 4,3 mm; durch eine solche Muskelzelle lassen sich etwa 300 Schnitte von 15 μ Dicke legen; ein Längsmuskelbündel dieses Wurmes besteht (im 11. Segment) aus etwa 300 Muskelzellen. Nimmt man nun an, dass die Kerne der Muskelzellen im Längsverlauf des Bündels ganz gleichmäßig vertheilt wären, so würde auf jedem Querschnitte des Bündels nur bei einer der 300 Muskelzellen der Kern getroffen sein, ein Befund, der mit den Thatsachen sehr gut in Einklang steht[1].

Was die Ringmuskulatur der Lumbriciden anbetrifft, so besteht sie ebenfalls aus Muskelzellen. Wir erhalten aber auf Längsschnitten durch den Wurm, welche ja Querschnitte durch diese Muskelzellen geben, sehr verschiedene Bilder. Mein günstigstes Objekt für diese Untersuchung ist Allolobophora chlorotica Sav. Dort fand ich Querschnitte von Ringmuskelzellen, bei denen die kontraktile Rindenhülle an einer Stelle gespalten war: das innere Plasma stand mit einem äußeren Plasmatheil in Verbindung, und letzterer trug den Kern (Fig. 1 *a*) oder bei anderen war der äußere Plasmatheil wohl vorhanden, doch der Kern lag im inneren Plasma, mehr oder weniger tief zwischen den Schenkeln der kontraktilen Rinde (Fig. 1 *b*). Weiter traf ich auf Muskelquerschnitte, bei denen eine ringsgeschlossene Hülle kontraktiler Substanz einen inneren Plasmarest umgiebt, in welchem der Kern liegt (Fig. 1 *c*), ein Bild, wie man es an Querschnitten durch die Egelmuskulatur zu sehen gewöhnt ist. Endlich sah ich bisweilen Zellquerschnitte, bei denen die kontraktile Rinde wohl an einer Stelle offen war, der Kern aber nicht unter dieser Öffnung lag (Fig. 1 *d*). Die letzteren könnten vielleicht mit den vorher geschilderten zusammengehören, so dass bei den Muskelzellen dieser Art wohl ein äußeres und inneres Plasma unterschieden werden könnte, dass also die Rindensubstanz an einer Stelle unterbrochen wäre und das innere Plasma nach außen Verbindung hätte, der Kern jedoch nicht unter diesem Spalt läge. Doch angenommen selbst, solche Muskelzellen seien nicht da und die in Rede stehenden Querschnitte gehörten zu Muskelzellen, die ganz wie bei den Hirudineen gebaut wären, so geben uns immerhin diejenigen, bei denen der Kern trotz des Vorhandenseins eines äußeren Plasmatheils doch im inneren Plasma liegt, die beste Überleitung von jenen zu den zuerst geschilderten, vollkommen nach der nematoiden Grundform gebauten Muskelzellen, wie sie auch in der Längsmuskulatur der Lumbriciden und in der Längs- und Ringmuskulatur der Limicolen vorkommen. Wir haben also hier keine durchaus verschiedene Bildung vor uns, sondern nur eine Abänderung der nematoiden Muskelzelle[1].

---

[1] ROHDE (25) erkannte zuerst die Elemente der Längsmuskulatur von Lumbricus. Doch glaubt er darunter Muskelzellen ohne Kerne zu finden. Zum Vergleich zieht er einen Befund von LANG herbei, der bei Polycladen in Larvenmuskeln Kerne, in denen der erwachsenen Thiere aber keine solchen mehr fand und desshalb Rückbildung derselben annimmt. Dieselbe Erklärung wendet ROHDE auf die angeblich kernlosen Muskelzellen der Oligochaeten an. Auch CERFONTAINE (5) glaubt, dass Muskelfasern ohne Kerne vorkommen, wie schon oben mitgetheilt wurde. Ich habe bei keinem Oligochaeten Muskelfasern gefunden, die sicher der Kerne entbehren; am Atrium von Lumbriculus kommen vielleicht solche vor; ich verweise dazu auf meine Arbeit: »Die Geschlechtsorgane von Lumbricus variegatus Hoffm.«, diese Zeitschr., Bd. LVIII, p. 355.

Das Ergebnis dieser Auseinandersetzungen ist also, dass bei allen von mir untersuchten Oligochaeten die Ring- und Längsmuskellage sich aus Bestandtheilen zusammensetzt, welche durchaus nach der gleichen Grundform gebaut sind, nämlich der sog. nematoiden, und dass scheinbare Abweichungen von dieser als eine weitere Umbildung derselben angesehen werden müssen.

Diese nematoide Grundform der Muskelzelle soll nun der Gegenstand einiger weiterer Betrachtungen sein. Das eigentliche Centrum der Zelle wird auch für die Muskelzelle durch die Stelle dargestellt, an welcher der Kern liegt. Der Plasmatheil, welcher diesen birgt, ist wohl der ursprünglichste Theil der sog. nematoiden Muskelzelle, während der senkrecht zu diesem verlaufende langgestreckte Theil, dessen äußeres Plasma zu kontraktilen Fasern umgebildet ist, als sekundär entstanden angesehen werden muss[2]. Daher darf man diesen letzteren morphologisch nicht als Haupttheil der Zelle ansehen, wenn er es auch physiologisch ist, und darf nicht den kernhaltigen Plasmatheil als seinen Fortsatz bezeichnen; vielmehr bildet dieser letztere den Grundstock, den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Muskelzelle. Da diese Annahme immerhin hypothetisch ist, so habe ich die Bezeichnung der beiden Theile nicht auf dieselbe gründen wollen, sondern diesen einfach als »kerntragenden Plasmatheil«, jenen als »kontraktilen Theil« oder »Muskeltheil« der Zelle aufgeführt.

---

[1] Eine Stütze dieser Ansicht ist darin zu sehen, dass Vejdovský bei Lumbricusembryonen eine Seitenlinie fand, die doch auf nematoide Ringmuskelzellen hindeutet. Ferner ist auch wichtig, dass nach Rohde's (27) Befunde auch bei einem Nematoden neben gewöhnlichen »cölomyaren« auch ringsgeschlossene Muskelzellen vorkommen, »wie sie die Muskulatur der Hirudineen auszeichnen«.

Rohde (25) scheidet streng in der Ringmuskellage von Lumbricus zwei Arten von Muskelzellen, solche, die »nach dem Typus derjenigen von Hirudo gebaut« sind, und daneben solche, die »nach cölomyarem Typus gebildet« sind. Wenn er sagt, dass bei allen Oligochaeten der Kern der Muskelfasern axial anzunehmen sei, so soll das wohl heißen: in der Längsachse eines Querschnittes, und nicht: in der Längsachse der ganzen Muskelzelle liegend.

[2] Es müsste demnach bei den Muskelzellen, die nach der Hirudineenform gebaut sind, die ganze Zelle in die Länge ausgewachsen sein; bei denen mit Plasmatheil, wo aber der Kern zwischen den Schenkeln der kontraktilen Substanz liegt, würde schon in der ursprünglichen Zelle der Kern tief gelegen sein, und es wäre die Zellbasis dann ausgewachsen.

Halten wir aber an dieser Auffassung fest, so können wir für die Ringmuskelschicht der Limicolen behaupten, dass sie ihren Ursprung hat in zwei Zellreihen, deren Lage durch die beiden Seitenlinien bezeichnet wird. Ich kann mich für diese Bemerkung zwar auf keine Beobachtung stützen, aber dennoch glaubte ich dieselbe nicht unterlassen zu sollen.

Besonders interessante Muskelzellen, welche geeignet sind, auf die ganze Auffassung der Oligochaetenmuskeln ein Licht zu werfen, fand ich bei Limnodrilus Hoffmeisteri, später auch bei L. Udekemianus, Tubifex rivulorum und Lumbriculus variegatus. Es sind dies die Transversalmuskelzellen, welche den peripheren Theil des dorsalen und ventralen Borstensäckchens der gleichen Seite eines Segments mit einander verbinden (Fig. 10 und 11). Sie sind ebenfalls nach der nematoiden Grundform gebaut, d. h. sie haben einen kernhaltigen Plasmatheil, und, von dessen Basis ausgehend, einen langgestreckten Muskeltheil mit innerem Plasmarest. Das Ende des Plasmatheils dringt in die Seitenlinie ein. Das Interessante an ihnen ist die Länge des Plasmatheils, der 55 μ misst (gegen 25 μ eines solchen in der Seitenlinie), und der Verlauf desselben frei durch die Leibeshöhle nach der Seitenlinie. Die ganze Muskelzelle ist von dem Peritoneum überzogen, das zahlreiche große Kerne enthält (Fig. 11 *pk*) und besonders bei Lumbriculus durch starke Entwicklung auffällt[1].

Durch die Länge des kernhaltenden Plasmatheiles und den Verlauf desselben erinnern diese Muskelzellen außerordentlich an diejenigen von Ascaris, und es drängte sich mir der Gedanke auf, dass der Plasmatheil auch dieselbe Bedeutung habe wie dort, nämlich den

---

[1] Bülow (3, p. 73) sah diese Verhältnisse bei Lumbriculus und schreibt darüber Folgendes: »Senkrecht von der Mitte dieses Muskels geht ein dünner Ast ab, dessen anderes Ende mit der Seitenlinie in direktem Zusammenhange steht. Sein Zweck ist, die Retraktion der dorsalen und ventralen Borsten unabhängig von einander geschehen zu lassen; sollen z. B. nicht beide zu gleicher Zeit eingezogen werden, sondern nur die oberen, so kontrahirt sich der senkrechte Ast des Rückziehmuskels und darauf seine obere Hälfte.« Er hält also auch den Plasmatheil für kontraktil und dem muskulösen Theile gleich beschaffen. Doch kann kein Zweifel sein, dass meine Auffassung die richtige ist; die Färbung des Plasmafortsatzes ist hell gegenüber der tief dunkeln des Muskeltheiles; auch ein Blick auf die naturgetreue Abbildung in Fig. 10 überzeugt davon.

Muskel mit dem Nerven zu verbinden. Dass jede Muskelzelle einer Nervenanregung bedarf, um zu arbeiten, unterliegt ja keinem Zweifel. Zu unserer Annahme nun würde die Thatsache gut stimmen, dass der Fortsatz des Plasmatheils zur Seitenlinie hinzieht, die ja von Semper und nach ihm von vielen Anderen als nervöses Organ angesehen wurde. Ich habe dem in einer früheren Arbeit (12) widersprochen und muss auch hier wiederholen, dass die »Zellen« der Seitenlinie keine Ganglienzellen, sondern die kernhaltenden Theile der Ringmuskelzellen sind. Doch habe ich mich bei Tubifex, Fridericia galba und Lumbriculus variegatus davon überzeugt, dass genau in die Seitenlinie ein vom oberen Schlundganglion abgehendes starkes Nervenbündel eintritt. Schon Semper stellte das Gleiche für Nais und Psammoryctes fest, Vejdovský für Limnodrilus und die Lumbriculiden, Bülow für Lumbriculus. Es ist wohl wahrscheinlich, dass dieser Nerv sich die Seitenlinie entlang fortsetzt; beobachten konnte ich ihn bisher dort nicht. Diese Annahme, dass in der Seitenlinie Nervenfasern verlaufen, würde sich gut in Übereinstimmung bringen lassen mit der merkwürdigen Anordnung der Plasmatheile der Muskelzellen in zwei Längslinien: in die Plasmatheile würden Fasern der Nerven eintreten, und es würde so ein Zusammenhang des Muskeltheils mit dem Nervensystem stattfinden.

Eine weitere Stütze für die Annahme eines Nervenverlaufs in der Seitenlinie bieten wiederum jene Transversalmuskelfasern von Limnodrilus dadurch, dass ihr Plasmatheil sich in die Seitenlinie einsenkt. Denn es ist unmöglich, diese Verbindung dadurch zu erklären, dass man die Muskeln als Ringmuskelzellen betrachtet, welche lediglich aus ihrem Verbande herausgetreten sind, wie man ja einen Theil der Borstenmuskeln auffasst. Die zahlreichen Längsmuskeln, die sich zwischen Transversalmuskel und Ringmuskellage einschieben, machen das unmöglich.

Bei den Lumbriciden fehlen wenigstens dem ausgewachsenen Thiere die Seitenlinien, und hier konnte ich mit Sicherheit beobachten, dass die Nervenversorgung sowohl der Ring- als auch der Längsmuskulatur von den drei Ringnerven aus geschieht, die in jedem Segmente vom Bauchmark aus entspringen und an der Grenze zwischen Ring- und Längsmuskellage um den Körper herumlaufen; ich sah aus ihnen Nervenfasern in jene Muskellagen eintreten. Bei den Längsmuskelzellen von Lumbricus herculeus habe ich dann und wann beobachtet, dass der Plasmatheil einer Muskelzelle umbog und sich etwas länger auszog (Fig. 2 *pt*); es ist mir sehr wahrscheinlich, dass dies Behufs Verbindung mit einer Nervenfaser geschah; doch kann ich das nicht beweisen.

Immer noch unter der gleichen Voraussetzung, dass die Plasmatheile den Muskeltheil mit dem Nerven in Verbindung setzen, lässt sich eine weitere Betrachtung hier anschließen. Bei den Muskeln der Nematoden zieht der Plasmatheil der Muskelzelle weit hinaus, nach dem Nerven hin, und es ist nur ein ganz kurzes Nervenendchen, welches sich aus dem Verbande der Längsnervenbündel abtrennt, um jenem entgegenzugehen. Ähnlich wäre es bei den Transversalmuskeln von Limnodrilus, wohl auch bei den Ringmuskeln der Limicolen. Kürzer ist der Plasmatheil bei den Längsmuskeln der Lumbriciden, während die Nervenfasern immer weiter zum Muskel herankommen; bei den Ringmuskelzellen der Lumbriciden wird der Plasmafortsatz noch kürzer und schwindet schließlich ganz; es ist anzunehmen, dass der Nerv hier, bei den Muskelzellen, die denen der Egel gleichen, dem Plasma bis ins Innere der kontraktilen Hülle folgt. Bei den Lumbricus- und Hirudomuskeln liegt nun darüber leider keine Beobachtung vor; wohl aber bei den glatten Muskelzellen der Wirbelthiere: diese sind den Hirudozellen vollkommen gleich gebaut, nur dass der kontraktile Mantel viel dicker, der Plasmarest, der den Kern umgiebt, weit geringer ist. Nach den Beobachtungen von Lustig (18) dringt der Nerv durch die Hülle von Rindensubstanz hindurch in den Plasmarest ein. Es wäre also auch hier und eben sowohl bei den Lumbricus- und Hirudozellen das unveränderte Plasma der Muskelzelle, welches den Nervenreiz an die kontraktile Substanz übermittelt.

Wir könnten für die Muskelzellen der Lumbriciden das Gleiche sagen, was Rohde (26) bei der Betrachtung der Muskeln von Ascaris sagt: »Die Kleinenberg'sche Neuromuskeltheorie ist vom physiologischen Standpunkte aus vollkommen aufrecht zu erhalten.« Ich will jedoch nicht verfehlen, nochmals auf das Hypothetische meiner Ausführungen hinzuweisen: ich habe keinen Nerven gefunden, der die Seitenlinie entlang liefe.

Überblicken wir die Muskulatur der gesammten Oligochaeten, so sehen wir, dass ihre Bestandtheile sich ganz ungezwungen unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen. Wir finden durchgängig Muskelelemente, die ihre Zellnatur noch deutlich zur Schau tragen, indem sie noch einen Rest von Zellplasma und einen Kern besitzen. Dieselben lassen meist zwei Theile unterscheiden, den kerntragenden Plasmatheil und den muskulösen Theil; der erstere entspricht in seiner Lage der embryonalen Zelle, aus der sich die Muskelzelle entwickelt hat, der letztere bedeutet wohl nur einen Auswuchs an der Basis der Mutterzelle. Je nachdem sich die beiden Theile in ihrer Ausbildung zu einander verhalten, und je nachdem im muskulösen Theile das von der Rindenschicht eingeschlossene Plasma reichlich oder gering ist, haben wir die verschiedenen Ausgestaltungen der Oligochaetenmuskelzellen. Abweichungen ergeben sich noch dadurch, dass der Kern aus dem Plasmatheil in den inneren Plasmarest tritt, und schließlich der Plasmatheil ganz in den langgestreckten Muskeltheil einbezogen wird und auch selbst von dem Mantel kontraktiler Rinde mit umschlossen wird. Durch diese mannigfaltigen Umbildungen erhalten wir eine große Fülle verschieden gestalteter Muskelzellen, welche wir neben einander ordnen können zu einer zusammenhängenden Reihe von solchen mit einem der kontraktilen Substanz außen anliegenden Kern ohne inneres Plasma, bis zu solchen, bei denen der Kern im Innern der kontraktilen Substanz liegt und ferner von Muskelzellen, die denen der Nematoden außerordentlich ähnlich sind, bis zu solchen, wie sie bei Egeln allgemein vorkommen.

Die Zellen der Längsmuskellage sind bei den meisten Limicolen in einer Schicht neben einander im Umkreise der Leibeshöhle angeordnet. Verwickelter ist die Anordnung derselben bei den Lumbriciden. Bei dem ausgewachsenen Thiere stehen die Muskelzellen in Bündeln zusammen, die eine verschiedenartige Auffassung erfahren haben. Wir finden meist U-förmige Bündel, wobei die obere Öffnung des U der Leibeshöhle zugekehrt ist; bisweilen kommt es auch vor, »dass der innerhalb des Bündels liegende Raum auch gegen die Leibeshöhle abgeschlossen wird und das Bündel dann allseitig begrenzt erscheint« (Rohde). Ein Fingerzeig dafür, wie diese Anordnung entstanden sei, ist gegeben durch die Verhältnisse, die ich bei einem ganz jungen Lumbricus von $1 \frac{1}{2}$ cm Länge fand: es zeigte sich nämlich, dass im ersten Segmente dieses Wurmes an vielen Stellen die Muskelzellen der Längsschicht noch in der Weise neben einander stehen wie bei den Limicolen; weiter traten dann Längsfaltungen in dieser Schicht auf, theils niedrigere, theils höhere, so dass sich Wellenlinien ergaben wie viele neben einander gestellte U; an den Umbiegungsstellen dieser Falten, also da, wo die benachbarten Schenkel zweier U zusammenstoßen, ist der ununterbrochene Zusammenhang der Muskelschicht noch deutlich erkennbar, indem die Muskelzellen, welche sonst stets senkrecht zu der U-Linie stehen, hier fächerförmig angeordnet sind und so den Übergang von der einen Seite zur andern vermitteln (Fig. 3 *üm*). Solche Bilder fand ich auch, wenn schon weniger deutlich, am Clitellum des ausgewachsenen Lumbricus rubellus Sav. An späteren Segmenten des jungen Thieres, sowie fast allgemein beim ausgewachsenen

Thiere fand ich solche Übergänge zwischen zwei benachbarten Bündeln nicht[1].

Wie kommt nun die Trennung der Falten in Bündel zu Stande? Ich glaube, dass dies durch den Druck geschieht, den das Peritoneum auf die Falten ausübt oder den Widerstand, den es ihrem Höherwerden entgegensetzt: es werden die fächerförmig gestellten Muskelzellen nach beiden Seiten aus einander gedrückt (Fig. 3, die zweite Umbiegungsstelle von rechts ab). Dieser Gedanke wurde mir nahegelegt durch ein Bild, wo ich bei noch fächerförmiger Stellung der Übergangsmuskelzellen die mittelste derselben mit ihrem oberen Theile rechtwinklig umgeknickt sah, wie es die nebenstehende Figur II zeigt. Der Druck des auflagernden Peritoneums wirkt noch weiter, so dass er schließlich auch die Schenkel des **U** an ihren Enden nach der Mitte zu umbiegt und so den vollständigen Schluss des Muskelbündels herbeiführt. Das Letztere wird besonders auch dadurch ermöglicht, dass die Muskelzellen nicht auf einer Basalmembran stehen[2], sondern nur durch die zwischen ihnen befindliche granulirte Substanz mit einander zusammenhängen. Bei den Muskelbündeln der Polychaeten, wo ein solcher Druck offenbar nicht ausgeübt wird, bleibt die fächerförmige Anordnung der Übergangsmuskelzellen erhalten und die Faltensysteme sind noch deutlich wahrnehmbar wie bei dem jungen Lumbricus (vgl. Fig. 4 mit Fig. 3). Die Längsmuskulatur durchläuft also bei den Lumbriciden in ihrer Entwicklung den Weg, dessen verschiedene Stufen durch die Zustände bei Limicolen und Polychaeten gegeben sind, bis sie zu der besprochenen Bündelanordnung gelangt.

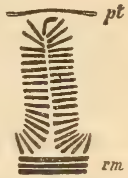


Fig. II. *pt*, Peritoneum; *rm*, Ringmuskulatur.

Auffallend ist bei dem Muskelschlauch der Oligochaeten das wechselnde Verhältnis, welches in der Stärke der Ring- und Längsmuskulatur der verschiedenen Arten herrscht. Während die Längsmuskulatur bei allen Arten gut ausgebildet ist, besonders gleichmäßig bei den Limicolen, zeigen sich in der cirkulären Muskulatur auffallende Verschiedenheiten. Bei den Lumbriciden ist die letztere etwa der Stärke der Längsmuskulatur entsprechend ausgebildet, eben so noch bei den Enchytraeiden; schwach jedoch ist die Ringmuskulatur bei Naideen, Tubificiden und besonders bei Phreoryctes.

---

[1] Die verschiedenen Auffassungen der Muskelbündel sind besprochen bei Rohde (25) und in der Einleitung. Rohde selbst giebt an, dass die Bündelanordnung der Muskelzellen durch Faltung einer einfachen Längsmuskellage entstanden sei; doch hat er diese Faltung nicht näher verfolgt, ja er bestreitet sogar ausdrücklich das Vorhandensein von Übergangsstellungen der Muskelzellen, welche auf einen früheren Zusammenhang der **U**-förmigen Bündel deuten.

[2] Ude nahm eine solche Basalmembran an, was jedoch Cerfontaine mit Recht zurückweist.

Die Ringmuskeln nun sind die Antagonisten der Längsmuskeln; während diese das Thier zusammenziehen, strecken es jene aus. Nun sehen wir freilich, dass die Einziehung viel kräftiger geschieht als die Ausstreckung; ich brauche nur an das schnelle Verschwinden der Tubificiden zu erinnern und ihr langsames Wiederhervorkommen. Das ist für den Rückzug bei Gefahr von Vortheil, für die gleichmäßige Fortbewegung aber ist ein Missverhältnis in der Ausbildung der beiden Muskellagen vorhanden. Da kommt nun zur Verstärkung der Ringmuskelwirkung noch ein anderes Mittel hinzu: die Ausbildung der Cuticula. Denn je stärker die Cuticula ist, um so mehr wird sie der Kontraktion der Längsmuskeln und dem damit verbundenen Dickerwerden des Thieres Widerstand entgegensetzen und um so mehr wird beim Aufhören der Kontraktion ihr Bestreben sein, sich zusammenzuziehen und so eine Streckung herbeizuführen. Das auffallendste Beispiel für eine solche Beziehung zwischen Stärke der Ringmuskellage und Cuticula bildet Phreoryctes; hier hat die Cuticula eine Dicke von 4,6 μ, was für einen wasserbewohnenden Oligochaeten sehr bedeutend ist, während die Ringmuskellage, der mehrschichtigen Längsmuskulatur gegenüber, außerordentlich dünn ist[1].

II. Die Hautsinnesorgane der Lumbriciden.

Die Hautsinnesorgane der Lumbriciden wurden von Franz Eilhard Schulze entdeckt und zuerst von Mojsisovics (19) kurz beschrieben; die eingehendere Beschreibung, die Letzterer in Aussicht stellt, ist nicht erschienen. Beide Autoren kannten diese Sinnesorgane nur von der Oberlippe und dem Kopfsegment, wo sie sowohl auf Querschnitten die Anwesenheit derselben gefunden als auch in den Poreninselchen der Cuticula die Durchtrittsstellen für die zarten Sinneshärchen derselben erkannt haben.

---

[1] Ganz eben so ist wohl die Dicke der Cuticula bei Ascaris zu erklären, da dort die Ringmuskulatur ganz fehlt und der Cuticula allein die Gegenwirkung gegen die Längsmuskulatur zufällt; in welcher Spannung sich jene hier befindet, sieht man beim Anstechen eines frischen Pferdespulwurms; es spritzt dann aus der im Leibesschlauche entstandenen Öffnung die Leibesflüssigkeit in scharfem Strahle weit heraus. — Starke Ausbildung der Cuticula kann freilich auch zum Schutze gegen Austrocknung dienen, wie z. B. bei Anachaeta, einem Enchytraeiden, der an trockenen Orten lebt; die Dicke seiner Cuticula übertrifft die der anderen Enchytraeiden fast um das Doppelte (Vejdovský).

Ude (31, p. 100 u. 101) bespricht diese Sinnesorgane in einer Anmerkung; er stellt zunächst fest, dass sich dieselben nicht auf den vordersten Körpertheil beschränken, sondern weit über den Körper verbreitet sind, und sieht desshalb in ihnen Tastorgane. Er bemerkte auch die sich ansetzenden Nervenfasern, doch vermochte er die Sinneshaare, die Mojsisovics an den Zellen fand, nicht zu entdecken. Betreffs der Lage der Sinnesorgane sagt er, dass sie zu vier bis sechs in der Nähe der Borsten stehen; er glaubt in dieser Gegend auch Ganglien gefunden zu haben, die mit den Sinnesknospen in Verbindung stehen, und vergleicht diese Gebilde daher hypothetisch mit den nervösen Apparaten der Rücken- und Bauchcirren bei den Polychaeten.

Vejdovský (32, p. 97) bespricht die »vornehmlich in den ersten Segmenten und auf dem Kopfe der Lumbriciden diffus vertheilten Sinnesknospen«; er findet sie bei Dendrobaena rubida Sav. hauptsächlich in der Nachbarschaft der Borstenbündel gelegen; »sie ragen hier nur durch ein schwaches Höckerchen über das Niveau der gewöhnlichen Hypodermiszellen hervor«. Die ähnlichen Organe bei Lumbriculus und Rhynchelmis fand er weiter verbreitet und stellte sie dort im 16., hier im 5. Segment sicher.

Kulagin (13) spricht in seiner vorläufigen Mittheilung von kolbenförmigen Sinneszellen, welche im Labium sowie an den Seiten des 2. und 3. Segmentes der Regenwürmer sitzen, sagt aber nicht, ob dieselben zu besonderen Organen gruppirt sind.

Cerfontaine (5) giebt eine gute Beschreibung der Sinnesorgane; er kennt ihre Verbreitung über den ganzen Körper; des Näheren hat er diese Verbreitung studirt durch Untersuchung der Poreninseln in der Cuticula, und hierbei festgestellt, dass sie im Allgemeinen auf einem Kreise liegen, der um die Mitte eines jeden Körperringes herumgeht. Jedes Segment ragt in seiner Mitte am meisten hervor und bildet somit eine Ringleiste, auf welcher die Borsten und die Sinnesorgane stehen. Die letzteren bezeichnet er, nach Maßgabe ihres Baues und ihrer Verbreitung, als Tastorgane.

Lenhossék (14) ist mit der Golgi'schen Methode an die Untersuchung des Nervensystems von Lumbricus herangegangen und dabei zu schönen Resultaten gekommen. Er fand in der Epidermis zahlreiche Sinneszellen und verfolgte deren Zusammenhang mit dem centralen Nervensystem; nach seinen Untersuchungen entbehren die Sinneszellen eines Stiftchens oder Sinneshaares am cuticularen Pole; die Nervenfasern, welche direkt in das proximale Ende der Sinneszellen übergehen, durchsetzen zu Bündeln vereinigt senkrecht die Ringmuskellage; die Bündel biegen dann um, verlaufen an der Grenze von Längs- und Ringmuskulatur und streben von allen Seiten her der Stelle zu, wo »knapp an der medialen Seite der inneren ventralen Borste« der durch eine Doppelwurzel aus dem Ganglion entspringende zweite und dritte Seitennerv des betreffenden Segmentes »in die Ringmuskelschicht einmündet«. Mit gewöhnlichen Färbungen konnte er die Nervenzellen von den »Stützzellen« der Epidermis nicht unterscheiden. Über die Verbreitung der Sinneszellen sagt er (p. 109): »sie finden sich weder auf gewisse Gegenden beschränkt noch an bestimmten Stellen zu besonderen Sinnesorganen angehäuft, sondern erscheinen über alle Gebiete der Epidermis gleichmäßig vertheilt«.

Retzius (24) kommt mit derselben Methode im Ganzen zu den gleichen Ergebnissen wie Lenhossék: auch er findet die zahlreichen Sinneszellen und vermag keine bestimmte Anordnung derselben darzulegen; »eine Gruppirung zu dicht gedrängten Gruppen oder Organen, wie von vorn herein angenommen werden konnte, scheint nicht vorzukommen«. Er schildert weiter den Verlauf der sensiblen Fasern: im Bauchmark erstrecken sie sich der Länge nach jederseits in drei Strängen von verschiedener Stärke, deren Fasern aus den drei Seitennerven jedes Segmentes herstammen: der stärkste jener Stränge empfängt von allen drei Seitennerven Faserbündel, das bedeutendste von dem mittleren; von den beiden anderen Strängen sensibler Fasern erhält der eine von dem ersten und zweiten, der andere nur von dem zweiten Seitennerven Bündel von Nervenfasern. Es verläuft also die größte Menge sensibler Fasern in dem mittleren Seitennerven, eine geringere Anzahl in dem vorderen, nur wenige in dem hinteren.

Zunächst möchte ich den beiden letzten Forschern gegenüber das Vorhandensein von Gruppen der Sinneszellen, von Sinnesorganen, feststellen, wie sie ja frühere Untersucher schon angegeben und abgebildet haben. Die Eigenschaft der Golgi'schen Methode, nur einzelne von vielen gleichartigen Zellen zu färben, hat Lenhossék und Retzius hier irre geführt, und der Schluss, den sie aus ihren negativen Befunden zogen, war nicht vorsichtig genug. Dem Werthe ihrer schönen Untersuchungen thut dies natürlich wenig Abbruch.

Die Sinnesorgane sind bei Anwendung der gewöhnlichen Konservirungsmethoden (ich benutzte Pikrinschwefelsäure- und Sublimatfixirung) und Färbung mit Boraxkarmin leicht zu finden. Man erkennt sie, wie Ude richtig angiebt, selbst bei geringer Vergrößerung dadurch, dass auf eine gewisse Erstreckung die Schleimzellen gänzlich fehlen; zugleich ist die Cuticula mehr oder weniger vorgewölbt; bei starker Vergrößerung sieht man dann die Stiftchen oder Härchen der Sinneszellen über die Cuticula hervorragen. Deutlicher aber treten die Sinneszellen hervor an Präparaten, welche einen Tag lang in stark verdünntem Böhmer'schen Hämatoxylin gefärbt und eben so lange ausgewässert wurden; es färbten sich auf diese Weise der ganze Körper der Sinneszellen dunkelblau, so intensiv, dass man die Sinnesorgane auch auf Flächenschnitten durch die Epidermis als Inseln dunkler Zellquerschnitte erkennen kann; auch die Sinneshaare werden durch Hämatoxylin matt blau gefärbt — mit Karmin färben sie sich nicht.

In den Sinnesorganen von Lumbricus herculeus Sav. finden wir Sinneszellen und Stützzellen (vgl. Fig. 12 *sz* und *stz*)[1].

Die Sinneszellen sind sehr schlank; in der Gegend, wo der Zellkern liegt, sind sie etwas verdickt, da der Kern breiter ist als die anderen Theile des Zellkörpers; der Kern ist ziemlich langgestreckt, walzig; die von Leydig entdeckten, mit der Golgi'schen Methode so schön nachweisbaren dendritenartigen Fortsätze[2] der Zellen konnte ich nur bei Anwendung dieser Methode, nicht aber bei gewöhnlichen Färbungen erkennen. So mannigfache Formen der Sinneszellen, wie sie Lenhossék und Retzius beschreiben und abbilden, sind mir nicht vorgekommen; die Zellen unterschieden sich nur dadurch, dass der Kern bald höher, bald tiefer lag; diese verschiedene Lage der Kerne findet sich besonders bei dicht neben einander liegenden Zellen, wo dann die kernhaltende Anschwellung der einen Zelle über die der anderen zu liegen kommt (Fig. 12); es dient dies offenbar dazu, ein dichteres Zusammenstehen der Zellen zu bewirken. Die Zahl der Sinneszellen in einer Sinnesknospe ist wechselnd, bisweilen ziemlich groß; ich zählte auf Flächenschnitten durch die Epidermis der Oberlippe 16—20—25. Die Zellen tragen an ihrem peripheren Ende feine Härchen oder Stiftchen, welche die Cuticula durchbohren; dieselben färben sich mit Hämatoxylin schwach blau, so dass die Cuticula an der Durchbohrungsstelle einen bläulichen Farbenschein hat; günstige Schnitte durch Material, welches mit Hämatoxylin gefärbt war, machten mir zweifellos, dass jede Zelle nur ein Stiftchen trägt (Fig. 12). Bei Präparaten, an denen durch die Einwirkung der Konservirungsflüssigkeit die Stiftchen undeutlich geworden waren, merkt man ihre Anwesenheit am leichtesten dadurch, dass sich zwischen ihnen Fremdkörperchen festgesetzt haben, während die benachbarten Theile der Cuticula davon frei sind. Diese Fremdkörper verhindern auch, genau zu erkennen, ob die Stiftchen an ihrem Ende ein feines Knöpfchen tragen, wie es manchmal den Anschein hat.

---

[1] Das Gleiche giebt Collin (7) für Criodrilus lacuum an.

[2] Ich möchte hier Gelegenheit nehmen, zu einer Stelle in Lenhossék's Arbeit, die meinem Stoffe ferner liegt, eine Bemerkung zu machen. Lenhossék bespricht

Die Sinneszellen schließen nicht alle dicht an einander, sondern sind meist durch Stützzellen (Fig 12*stz*) getrennt; diese Stützzellen färben sich mit Hämatoxylin weniger stark; ihr Zellkörper ist dicker, an der Stelle, wo der Kern liegt, ist daher keine Anschwellung; der Kern ist länglich, etwa eben so lang, aber dicker als der der Sinneszellen; wir haben es offenbar mit gewöhnlichen, unveränderten Epidermiszellen zu thun.

die Dendriten der Epidermiszellen und meint, dass ihre Funktion nicht die Ernährung der Zellen sein könne, da diese anderweitig mit Nahrung versorgt würden; »es besteht nämlich das Verhalten, dass von den in der Ringmuskellage verlaufenden horizontalen Gefäßstämmen zahlreiche Gefäße in die Epidermis selbst hineintreten, innerhalb deren sie sich bis knapp unter die Cuticula emporheben«. Ich habe an Präparaten, in denen sonst die feinsten Kapillaren gefärbt waren, nur am Clitellum und den Tubercula pubertatis die Gefäße in größerer Zahl und weit in die Epidermis eindringen sehen; an anderen Stellen zeigt sich nur vereinzelt eine Gefäßschlinge, die in die Epidermis eindringt, und dann nur wenig weit. Wo eine solche Gefäßschlinge in der Hypodermis zu sehen ist, hätten sich doch auch die übrigen färben sollen! Ich glaube, dass »die Launenhaftigkeit der Golgi'schen Methode« hier dem Autor einen Streich gespielt hat.

Die Cuticula ist über den Sinnesknospen stets etwas verdünnt im Vergleich zu den benachbarten Stellen, wie dies schon Mojsisovics sah und abbildete; ihr innerer Kontour, der sonst glatt und scharf ist, erscheint an dieser Stelle wie angefressen.

Das Hervortreten der Sinnesknospen über das Niveau der übrigen Epidermiszellen ist nicht überall das gleiche. Bei Lumbricus herculeus, nach Vejdovský eben so bei Dendrobaena rubida Sav., trifft man nur eine seichte Erhebung (Fig. 12 und 13); sie beträgt gewöhnlich 4—5 μ (ausnahmsweise fand ich eine solche von 10,5 μ); doch giebt es, besonders in der Oberlippe, auch Sinnesknospen, die gar nicht über die umgebenden Zellen hervorragen. Bei Allolobophora chlorotica Sav. jedoch ist die Hervorragung bedeutender, je nach der Größe der Sinnesknospe $4\frac{1}{2}$—9 μ; sie springt besonders noch dadurch in die Augen, dass die Erhebung der Cuticula keine allmähliche ist, sondern ganz unvermittelt unter rechtem Winkel geschieht (Fig. 14).

Die Form der Sinnesorgane ist verschieden bei verschiedenen Arten, wie Vejdovský angiebt. Er fand sie knospenförmig bei Lumbricus terrestris L. und purpureus Eisen, sowie bei Allolobophora cyanea Sav. und foetida Sav., dagegen von beiden Seiten stark komprimirt und an der Basis gerade abgestutzt bei Dendrobaena rubida Sav. (vgl. seine Taf. XV, Fig. 12). Ich kann für die Sinnesorgane von Lumbricus herculeus Sav. (terrestris L. e. p.) die erstere Form bestätigen: sie sind, wie ein längliches Tönnchen, in der Mitte am dicksten und verschmälern sich nach vorn und hinten (Fig. 12). Bei Allolobophora chlorotica fand ich sie in der Form eines abgestumpften Kegels, unten gerade abgeschnitten und breiter als oben (Fig. 14).

Obgleich der Herantritt der Nerven an die Sinnesorgane nicht gerade schwierig zu beobachten ist, finden sich doch fast keine Angaben darüber in der Litteratur[1]. Auf Schnitten durch Würmer, die mit Chromosmiumessigsäure oder Sublimat oder Pikrinschwefelsäure fixirt waren, konnte ich bei Färbung mit Grenacher's Boraxkarmin die Nerven der Sinnesorgane verfolgen. Man sieht von der Grenze der

---

[1] Ude fand, wie schon kurz erwähnt, bei Lumbricus rubellus Hoffm. nahe den Borstenbündeln »in der Tiefe der Ringmuskulatur einen umfangreichen Komplex von auf Schnitten rundlichen Zellen mit Kernen mit Nucleolus«, die »nach ihrem Habitus so sehr an Ganglienzellen erinnerten«, dass er nicht bezweifelt, »es hier mit einer ganglionären Anschwellung zu thun zu haben, um so mehr, da bei einem Präparate von demselben feine Fäden (vielleicht Nervenfäden?) ausgehen und nach der Hypodermis hin verlaufen«. Vejdovský sagt nichts über etwaige an die Sinnesknospen herantretende Nervenfasern. Lenhossék und Retzius schildern zwar den Verlauf der sensiblen Fasern, die an Nervenzellen herantreten, kennen aber unsere Sinnesorgane nicht.

Längs- und Ringmuskellage zur Basis der Epidermis Bündel von Nervenfasern verlaufen, welche die Ringmuskelschicht senkrecht durchsetzen (Fig. 13). Auf Schnitten, welche ein solches Bündel der Länge nach treffen, zählte ich ungefähr 15 Fasern. Dieselben erscheinen nicht alle gestreckt, sondern haben zum Theil einen welligen Verlauf, wie die Figur zeigt. Bisweilen bemerkt man, dass die Fasern an der Epidermis sich direkt in die Zellen eines Sinnesorgans fortsetzen; oft aber sah ich sie auch die Basis der Epidermis erreichen, ohne dass gerade eine Sinnesknospe an dieser Stelle lag; man muss also annehmen, dass die Fasern umbiegen und unter der Epidermis hin zur nächsten Sinnesknospe verlaufen. Proximalwärts wenden sich die Fasern unter rechtem Winkel um und gehen an der Grenze der beiden Muskelschichten dem Bauchmark zu, und zwar senkrecht zur Richtung der Längsmuskelfasern. Sie haben also genau den gleichen Verlauf, wie ihn Lenhossék und Retzius von den sensiblen Nervenfasern schildern. Ein peripher gelegenes Ganglion, in welches die Fasern einmünden könnten, habe ich nirgends gefunden.

Was zunächst die Verbreitung der Sinnesorgane angeht, so sind sie nicht auf die Oberlippe und das Kopfsegment (F. E. Schulze, Mojsisovics) oder die vorderen Segmente beschränkt. Schon Ude (31, p. 100) sagt, dass sie sich weit über den Körper erstrecken. Ich habe sie bei Allolobophora chlorotica mittels Längsschnittserien an sämmtlichen 30 ersten Segmenten nachgewiesen; bei Lumbricus herculeus fand ich sie auf Querschnitten zahlreich bis ins 20. Segment und wiederum in ziemlicher Anzahl auf Schnitten, die $1\,^1/_2$ cm vor dem Schwanzende durch den Wurm geführt waren. Man muss also annehmen, dass die Sinnesorgane über alle Segmente des Thieres verbreitet sind.

Bei der Untersuchung einer Längsschnittserie von Allolobophora chlorotica ergab sich, dass die Sinnesknospen an den Körperringen vom zweiten ab nach hinten in einer ganz bestimmten Anordnung sich vorfinden. Sie treten nämlich beständig an drei Stellen auf: einmal in der Nähe des Vorderrandes des Segments (Fig. 15), etwa $^1/_5$ der Segmentlänge davon entfernt, dann in der Mitte des Segments, und schließlich in der Nähe des Hinterrandes, symmetrisch zu den vorderen. Da ich an vielen auf einander folgenden Längsschnitten stets das gleiche Ergebnis bekam, so erhellt daraus ohne Weiteres, dass die Sinnesorgane in jedem Segmente auf drei Gürteln liegen, die um das Segment herumlaufen[1].

---

[1] Wie bereits oben angeführt wurde, hat Cerfontaine den mittleren, deutlichsten dieser Gürtel schon erkannt, und zwar durch Beobachtung der den Sinnesknospen entsprechenden Poreninselchen in der Cuticula.

Die Sinnesknospen sind jedoch auf die drei Gürtel durchaus nicht gleichmäßig vertheilt. Es hat vielmehr der mittlere Gürtel bei Weitem die größte Anzahl der Sinnesorgane, dann folgt der vordere, zuletzt der hintere. Ich habe bei Allolobophora chlorotica an 55 auf einander folgenden Schnitten einer Längsschnittserie, welche durch die Segmente 1—15 ging, die Sinnesknospen gezählt und fand im Ganzen, Oberlippe und erstes Segment ausgeschlossen, 399; von diesen lagen 241 im mittleren, 110 im vorderen und 48 im hinteren Sinnesgürtel der Segmente. Die Zahl der Sinnesorgane also, welche im vorderen, mittleren und hinteren Gürtel liegen, verhält sich bei dieser Art wie $2^1/_4 : 5 : 1$; bei Lumbricus herculeus ist dies Verhältnis für den vorderen und hinteren Sinnesgürtel noch ungünstiger. Obwohl diese Zählung unvollständig ist, da ja nicht die ganze Längsschnittserie in dieselbe einbezogen wurde, sondern nur der mittlere Theil derselben, wo der Schnitt die Subcuticula annähernd senkrecht durchsetzt — ein Streifen von etwa $^1/_2$ mm Breite — so kommen trotzdem auf jedes Segment durchschnittlich 28 bis 29 Sinnesorgane, also schon eine beträchtliche Zahl bei dieser viel zu niedrigen Schätzung.

Sicherere Zählungen sind auf Querschnitten durch den Wurm möglich. Zwar habe ich einen Sinnesgürtel nie so günstig getroffen, dass er nur einen oder wenige Schnitte einnahm, sondern ich konnte ihn durch ungefähr 20 auf einander folgende Schnitte verfolgen, in denen sich die Sinnesorgane nach und nach, von unten nach oben auf der Peripherie fortschreitend, folgten. So zählte ich bei Lumbricus herculeus im 10. Segment die eine (seitliche) Hälfte des mittleren Gürtels und fand darauf 52 Sinnesknospen; für den ganzen mittleren Gürtel also würde das über 100 Sinnesknospen ausmachen, da diese ja auf beiden Seiten gleichmäßig vertheilt sind. Weiter ergab eine Zählung des halben mittleren Gürtels im 16. Segment 46 Sinnesknospen, für den ganzen Gürtel also 92; in einem Segment $1^1/_2$ cm vor dem Schwanzende fanden sich im halben mittleren Gürtel 32, für den ganzen also über 60 Sinnesknospen. Die Zahl der Sinnesorgane im vorderen und hinteren Gürtel ist, wie schon gesagt, bedeutend geringer. Im Ganzen beläuft sich die Zahl der Sinnesknospen in den vorderen Segmenten höher als in den hinteren; doch ist sie in letzteren, wie obige Zahl zeigt, immer noch bedeutend. Die Vertheilung der Sinnesorgane in den Gürteln ist symmetrisch, so dass rechts und links von der Mittellinie etwa die gleiche Zahl derselben gelegen ist. Im Übrigen liegen die Sinnesknospen auf der Bauchseite zwischen den ventralen Borstenpaaren wenig dicht, auf der Rückenseite etwas dichter, am dichtesten in der Nähe der Borsten, bei Lumbricus herculeus vornehmlich zwischen der dorsalen und ventralen Borstenreihe[1]. An den Stellen, wo die Epidermis drüsig verdickt ist, wie am Clitellum, auf der Ventralseite der Geschlechtssegmente und an den Tubercula pubertatis, vermochte ich keine Sinnesorgane zu finden. Wohl aber liegen solche bei Lumbricus rubellus und herculeus auf der Bauchseite der Clitellumringe, zwischen den beiden ventralen Borstenpaaren und den beiden Borsten jedes dieser Paare.

Jene Querschnitte, auf denen ich die Zählungen vornahm, erweisen noch eine andere bedeutsame Thatsache: die drei Sinnesgürtel stehen in Zusammenhang mit den drei Ringnervenpaaren, welche in jedem Segmente aus dem Bauchstrange ihren Ursprung nehmen. Der vorderste dieser Ringnerven entspringt gesondert, die beiden hinteren haben eine gemeinschaftliche Wurzel, entfernen sich aber bald von einander. Der Verlauf der Ringnerven ist der gleiche wie der der Sinnesgürtel. Die Nervenbündel, deren Fasern an die Sinneszellen der Knospen ansetzen, treten in diese Ringnerven ein und verlaufen in ihnen zum Bauchmark. Hierbei ergiebt sich eine schöne Übereinstimmung meiner Befunde über die Zahl der Sinnesknospen in den einzelnen Gürteln mit denen von Retzius über die Vertheilung der sensiblen Nervenfasern auf die einzelnen Ringnerven. Dieser Forscher fand, wie schon oben angeführt, dass der Länge nach im Bauchstrang jederseits drei verschieden starke Stränge sensibler Fasern verlaufen, welche an die Ringnerven Zweige solcher Fasern abgeben: der stärkste dieser drei Stränge giebt seinen Hauptast an den vorderen Nerven der Doppelwurzel, also den zweiten Ringnerven, außerdem einen schwächeren an jeden der beiden anderen Ringnerven ab; der zweite der sensiblen Bauchmarkstränge giebt Äste an den ersten und zweiten, der dritte nur an den zweiten Nerven einen Ast ab. Es erhält also der mittlere Ringnerv Nervenfasern von allen drei sensiblen Strängen des Bauchmarks, der vordere nur von zweien, der hintere nur von einem. Dem entsprechend finden wir die überwiegende Anzahl von Sinnesorganen im mittleren Gürtel, weniger im vorderen, nur ganz wenige im hinteren.

Bei Lumbricus herculeus tritt, wie schon gesagt, das Überwiegen des mittleren Ringnerven über die beiden anderen in Bezug auf die Zahl der zugehörigen Sinnesorgane noch stärker hervor als bei Allolobophora chlorotica. Ich will diesen Nerven in seinem Verlaufe noch näher schildern (Fig. 19): er tritt dicht vor dem dritten Ringnerven, mit diesem eine starke Doppelwurzel bildend, aus dem Bauchstrange aus und läuft senkrecht zur Längsachse des Thieres auf den Theil der Längsmuskelschicht zu, welcher zwischen den beiden Borsten des ventralen Borstenbündels steht, er erreicht dieselbe etwa in der Gegend des Borstenbündels; hier theilt er sich in zwei ungleich starke Äste, von denen der stärkere dorsal, der schwächere ventral von jener Muskelleiste zur Ringmuskulatur und zugleich ein wenig nach hinten verläuft. Der letztere Ast biegt an der Grenze der Ringmuskelschicht bauchwärts um und begegnet in der Medianlinie dem der anderen Seite. Der obere Ast giebt an der Grenze der Muskelschichten einen schwachen Seitenzweig ab, der die Strecke zwischen den beiden Borsten des ventralen Borstenpaares versorgt; sein Haupttheil biegt dorsalwärts um und wendet sich, ebenfalls zunächst an der Grenze der beiden Muskelschichten hinziehend, nach dem Rücken zu; er geht dabei dicht hinter dem dorsalen Borstenpaare vorbei; eine Strecke über der oberen Borste des letzteren, etwa in der Höhe des Darmes, verlässt der Nerv die Grenzlinie zwischen Längs- und Ringmuskellage und senkt sich allmählich tiefer in letztere ein, so dass er schließlich ziemlich weit peripheriewärts in derselben verläuft; ob seine letzten Fasern in ein Sinnesorgan eintreten, oder ob er sich mit dem entsprechenden Nerven der anderen Seite vereinigt, konnte ich nicht ermitteln; doch erscheint mir die erstere Möglichkeit als die wahrscheinlichere. Wie der Nerv in seinem ganzen Verlaufe mit Sinnesorganen in Verbindung steht, habe ich auf Fig. 19 dargestellt; es leuchtet ein, dass er, je weiter er von seiner centralen Ursprungsstelle entfernt ist, um so schwächer wird, oder — wenn wir umgekehrt seine Ursprungsstelle in den Hautsinnesorganen annehmen — dass er um so stärker wird, je mehr er sich dem Centralorgan nähert. — Die vorderen und hinteren Ringnerven, welche schwächer sind als der mittlere, bleiben bei Lumbricus herculeus in ihrem ganzen Verlaufe auf der Grenze der beiden Muskellagen, ohne in die Ringmuskelschicht einzutreten. Sie haben vielleicht hauptsächlich motorische Funktionen, während der mittlere vorwiegend sensibel ist.

---

[1] Daher mag es kommen, dass Ude, der zuerst eine weitere Verbreitung der Sinnesorgane über den Regenwurmkörper erkannte, sie auf letztere Stellen beschränkt glaubte; er fand sie »in einer Anzahl von vier bis sechs Knospen in der Nähe der Borsten, und zwar dorsal und ventral und zwischen ihnen«.

Bei Allolob. chlorotica ist noch ein weiterer Unterschied zwischen dem mittleren Sinnesgürtel und den beiden anderen zu beobachten. Wir haben nämlich bei dieser Art zweierlei Hautsinnesorgane, die sich durch ihre Größe unterscheiden (Fig. 15): die größeren haben auf Schnitten eine Breite von 13—18,5 μ, dicht unter der Cuticula gemessen, und ragen $7^1/_2$—9 μ über die Umgebung hervor; die kleineren messen nur 6,5—8 μ in der Breite, und ihre Erhebung über die Nachbarzellen beträgt 4,5—6 μ; im Übrigen sind diese Sinnesknospen vollkommen gleich gebaut. Der mittlere Sinnesgürtel nun hat Sinnesorgane von beiden Größen, wobei die Zahl der größeren überwiegt. In den beiden anderen Gürteln jedoch sind lediglich die kleineren Sinnesorgane vorhanden (Fig. 15).

Wie ist nun aber die Vertheilung der Sinnesorgane in den Segmenten, in denen keine Bauchganglien vorhanden sind, also im ersten bis dritten, und in der Oberlippe? Betreffs des zweiten und dritten Segmentes lehren uns die oben erwähnten Längsschnittserien, dass wir hier die nämlichen drei Sinneszonen haben, wiederum mit Überwiegen der mittleren; ich fand auf einer Reihe von etwa 40 Längsschnitten in dem mittleren Gürtel 20 und 17, in den vorderen und hinteren etwa 15 und 13 bezw. je 8 Sinnesknospen in diesen Segmenten. Am ersten Segment tritt ebenfalls der mittlere Gürtel auf das deutlichste hervor; ich zählte in demselben 20 Sinnesorgane auf den oben erwähnten Schnitten; der vordere und hintere Gürtel waren etwas weniger deutlich, die Sinnesknospen standen da auf einer breiteren Fläche. Am Kopflappen (Oberlippe) konnte ich eine bestimmte Regel in der Anordnung der Sinnesknospen nicht finden.

An Querschnitten durch das Vorderende von Lumbricus herculeus habe ich den Nervenverlauf in den drei vordersten Segmenten verfolgt und bin zu den folgenden Resultaten gekommen, zu deren Verdeutlichung Fig. 20 dient. Von den vorderen Nervencentren, nämlich den den Schlundring bildenden oberen und unteren Schlundganglien und den sie verbindenden Kommissuren, gehen drei starke Nervenpaare nach vorn, und zwar eines von dem ersten Bauchstrangganglion, dem Ganglion des vierten Segmentes, eines von den Kommissuren und eines von dem oberen Schlundganglion.

Das Nervenpaar aus dem ersten Bauchganglion entspringt eine Strecke hinter der Einmündung der Schlundkommissuren in dieses und geht zunächst in Gestalt zweier einfacher Nerven nach vorn, in der Höhe der ventralen Borstenlinie verlaufend; jeder dieser zwei Nerven theilt sich bald in mehrere Äste. Nicht weit von dem Eintritte in das dritte Segment tritt einer dieser Äste, der ziemlich stark ist, ganz nahe an den Längsmuskelstreifen heran, der zwischen den beiden Borsten des ventralen Borstenpaares liegt; indem er dann, dorsalwärts von dem Muskelstreifen, nach der Peripherie zu senkrecht umbiegt, theilt er sich zugleich und giebt zwei Ringnerven den Ursprung, welche an der Grenze zwischen Längs- und Ringmuskellage nach dem Rücken hin ziehen (Fig. 20, III, *3* u. III, *2*); sie entsprechen dem zweiten und dritten Ringnerven der folgenden Segmente und entspringen wie diese aus einer gemeinsamen Wurzel. Diese Nervenstränge stehen beide mit zahlreichen Sinnesorganen, dem mittleren und hinteren Sinnesgürtel, in Verbindung; letzterer enthält weniger Sinnesorgane als ersterer. Ein fernerer Ast des oben genannten Nerven geht weiter nach vorn, legt sich ebenfalls dem schon erwähnten Längsmuskelstreifen an und giebt am vorderen Ende des Segmentes in gleicher Weise wie der vorige, einen Ringnerven (Fig. 20, III, *1*) ab, der eine Anzahl von Sinnesorganen mit Nerven versorgt und dem vorderen Ringnerven der hinteren Segmente entspricht. Endlich dringt auch ein Ast des in Rede stehenden Nerven noch bis ins zweite Segment vor, lenkt allmählich nach oben, bis er in die Höhe des dorsalen Borstenpaares kommt und giebt dann einem Nervenpaare (Fig. 20, II, *3* u. II, *2*) den Ursprung, welches auf der Grenze der beiden Muskellagen nach dem Rücken hin läuft; dieses Nervenpaar entspricht wiederum dem mittleren und hinteren Ringnerven der hinteren Segmente; die dazu gehörigen Sinnesorgane bilden den mittleren und hinteren Sinnesgürtel. Es ist sehr bemerkenswerth, dass im zweiten und dritten Segmente diese beiden Nerven eben so wie in den hinteren Segmenten, gemeinsam entspringen. Zugleich ist auch stets der vordere Nerv dieses Doppelnerven derjenige, welcher die meisten Sinnesorgane versorgt; doch bleibt er in seinem ganzen Verlaufe an der Grenze der Muskellagen und tritt nicht, wie bei den hinteren Segmenten, nach dem Rücken zu in die Ringmuskelschicht ein.

Jedem der bisher geschilderten auf der Rückenseite der Segmente verlaufenden Ringnerven entspricht ein schwächerer, ventralwärts hinziehender Nerv; dieser nimmt jedes Mal von einem besonderen Aste des vom Bauchganglion ausgehenden Hauptnerven seinen Ursprung, und tritt unterhalb des Längsmuskelstreifens, welcher zwischen den beiden Borsten des ventralen bezw. dorsalen Borstenbündels verläuft, in die Grenze zwischen Längs- und Ringmuskellage ein.

Ein zweites Nervenpaar entspringt, wie schon gesagt, aus den Kommissuren, und zwar ziemlich weit unten, etwas unterhalb des Darmes, kurz vor der Einmündung der Kommissuren in das untere Schlundganglion. Der Nerv geht gerade nach vorn, theilt sich zunächst bald in zwei Äste, die sich dann weiter spalten. Nahe am Vorderende des zweiten Segmentes liegt der vorderste Ringnerv (Fig. 20, II, *1*) dieses Segmentes, welcher von dem in Rede stehenden Nerven seine Fasern empfängt; es sind hier aber mehrere Äste des Hauptnerven an der Bildung des Ringnerven betheiligt, und zwar tritt ein Theil durch die Lücken der Längsmuskelschicht, die dem oberen Borstenpaare entspricht, ein anderer Theil durch die Muskellücken des unteren Borstenpaares. Auch dieser Ringnerv steht in seinem ganzen Verlaufe mit Sinnesorganen in Verbindung. — Auch im ersten Segmente finden wir drei Ringnerven (Fig. 20, I, *3*, *2*, *1*), welche alle drei von dem aus den Schlundkommissuren entspringenden Hauptnerven versorgt werden; der zweite und dritte Ringnerv entspringen im ersten Segment nicht aus einer Wurzel. Der Hauptnerv ist in diesem Segmente schon in viele kleine, ziemlich gleichmäßig über die ganze Peripherie vertheilte Längsbündel zersplittert; mit jedem Ringnerven treten hier eine größere Anzahl dieser Theilnerven in Verbindung, vier und mehr auf jeder Seite. Auch geben diese Nervenbündel nicht nur als Theile des Ringnerven, sondern auch direkt Nervenfasern an Sinnesorgane ab; dadurch erklärt es sich, dass im ersten Segmente die Anordnung der Sinnesorgane sich etwas komplicirt, indem zwar die drei Sinnesgürtel, die den drei Ringnerven entsprechen, noch erkennbar sind, außerhalb derselben aber, ohne merkliche Regelmäßigkeit der Vertheilung, Sinnesorgane liegen. Besonders zahlreich liegen die Sinnesorgane am Vorderende des Segmentes.

Das dritte Nervenpaar, welches nach vorn verläuft, entspringt aus dem im dritten Segment gelegenen oberen Schlundganglion, und zwar aus seinem vordersten und seitlichsten Theile, oder, wie Leydig sagt, »vom Seitenrande der oberen Hirnportion, ehe die Kommissuren abbiegen«. Jeder Nerv dieses Paares theilt sich bald nach seinem Ursprung, schon im dritten Segment, in zwei Äste; in der Mitte des zweiten Segmentes zählen wir jederseits vier Äste, und so geht die Theilung weiter (vgl. Fig. 20). Die Theiläste jeder Seite liegen bis in den vorderen Theil des ersten Segments ziemlich genau in einer senkrechten Ebene, die der Medianebene parallel ist; erst in der Oberlippe breiten sie sich etwas unregelmäßiger aus und liegen nahezu gleichmäßig auf dem ganzen Umkreise verstreut. Doch kann man bis weit nach vorn die Symmetrie der Vertheilung wahrnehmen. Die ganze Masse dieses aus dem oberen Schlundganglion entspringenden Nerven geht, wie schon Leydig sagt, in die Oberlippe; nirgends konnte ich beobachten, dass vorher ein Ast abgegeben würde. Es erinnert dies an das Verhalten bei niederen Oligochaeten, wo das obere Schlundganglion weiter vorn liegt, im ersten Segment oder gar zum Theil in der Oberlippe, und ebenfalls alle Nerven in diese hineinsendet. Die zu dünnen Bündeln zersplitterten Nerven treten in der Oberlippe überall mit Sinnesorganen in Verbindung, auf der Dorsal- wie Ventralseite der Lippe; daher die unregelmäßige Anordnung der Sinnesorgane in diesem Theile.

Die Sinnesorgane an der Oberlippe sitzen außerordentlich dicht. Bei den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten kann man auf Flächenschnitten durch das Epithel deutlich die Querschnitte der Sinnesorgane an der dunklen Färbung erkennen. Daher war es leicht möglich, Zählungen anzustellen, und ich habe dies an verschiedenen Stellen gethan. Ich fand dabei z. B. auf einer Fläche von 9758 qμ 7 Sinnesorgane, auf 12996 qμ zwischen 8 und 11 Sinnesorgane; das würde auf 1 qmm 714 bezw. 616 und 847 Sinnesorgane ergeben. Aus sechs solchen Messungen, die in verschiedenen Gegenden der Oberlippe gemacht wurden, finde ich durchschnittlich 686 Sinnesknospen für 1 qmm. Rechnen wir nun, dass die Oberlippe von Lumbricus herculeus eine Oberfläche von mindestens 3 qmm hat und nehmen wir vorsichtigerweise nur 600 Sinnesorgane für 1 qmm an, so erhalten wir für die ganze Oberlippe die hübsche Summe von ungefähr 1800 Sinnesknospen. Damit wird dies Gebilde als ein Tastorgan von außerordentlicher Empfindlichkeit erwiesen.

Auf der Unterseite der Oberlippe am Eingang in die Mundhöhle und in der dorsalen Wand des vordersten Theiles des Schlundes finden sich unsere Sinnesknospen ebenfalls in großer Zahl; sie sitzen hier zwischen Zellen, die mit feinen Wimpern oder Härchen bedeckt sind, und lassen sich leicht dadurch erkennen, dass ihre Härchen deutlicher über die der umgebenden Zellen hervorragen (Fig. 16).

Die Nerven der Oberlippe nehmen durch einen Umstand unsere besondere Aufmerksamkeit in Anspruch: wir finden hier nämlich eine große Zahl von Ganglien in dieselben eingeschaltet. Diese Ganglien sind von sehr verschiedener Größe: an den größeren, welche im Verlaufe der Hauptnerven und daher mehr nach der Mitte zu liegen (Fig. 21 u. 22), maß ich bei Querschnitten zwei auf einander senkrechte Durchmesser und erhielt als Maße 106×93 μ, 125×86 μ und 106×86 μ; die kleineren liegen sämmtlich mehr peripheriewärts, in dem innersten Theile der die Oberlippe auskleidenden Muskelschicht; ich maß bei ihnen 40×33 μ und 32×21 μ. Den Zusammenhang dieser Ganglien unter einander veranschaulicht Fig. 18 und 21, wir sehen in Fig. 21 einen der Nervenäste in seinem ganzen Verlaufe (abgesehen von seitlichen Verzweigungen) dargestellt; die großen Ganglien sind in den Nervenast eingeschaltet an Stellen, wo ein kleinerer Seitenzweig entspringt; ein solcher geht dann beim Eintritt in die Muskelschicht in ein kleineres Ganglion über; aus diesem treten dann wieder mehrere Nerven aus, die, bisweilen nach nochmaliger Spaltung, sich mit den Sinnesorganen verbinden.

Der Bau dieser Ganglien ist in den Grundzügen dem der centralen Ganglien gleich: sie haben eine innere Punktsubstanz von verfilzten Nervenfasern und Dendriten der Ganglienzellen, und um diese herum gruppiren sich die Zellen (Fig. 17 u. 18), auf einem Querschnitt je nach Größe des Ganglions und Schnittgegend in der Zahl von 2—6—10.

Die Fortsätze der Ganglienzellen lassen sich nicht leicht verfolgen; doch gelingt es an günstigen Schnitten, sie wahrzunehmen (Fig. 17 *gzf*); sie sind ziemlich dick, wie auch die Fortsätze der centralen Ganglienzellen nach Retzius, und dürften wohl wie jene als motorische Elemente zu betrachten sein.

Die Zellen der peripheren Ganglien zeichnen sich durch eine Besonderheit aus. Der Kern, welcher, wie in den Zellen der centralen Ganglien, verhältnismäßig klein ist, liegt zur Seite gedrängt, und die Mitte des übrig bleibenden Zellkörpers wird eingenommen von einem Gebilde, das sich auf dem Zellquerschnitte bald als dunkel gefärbter dickwandiger Kreis, bald als dunkle Scheibe darstellt (Fig. 17 *x*): es ist offenbar eine Hohlkugel dichterer Substanz, die auf Schnitten solche verschiedene Bilder giebt, je nachdem sie in der Mitte oder seitlich getroffen ist; die Ränder derselben sind weder nach außen noch nach innen scharf kontourirt, sondern verschwimmen. Diese Körper zeigen sich an allen Zellen der Oberlippenganglien ohne Ausnahme, während bei den Zellen der centralen Ganglien an derselben Schnittserie in keinem Falle etwas Derartiges zu sehen ist. Präparate von drei verschiedenen Thieren gaben die gleichen Bilder. An Kunstprodukte ist also nicht zu denken. — Die Natur dieser Gebilde ist mir durchaus unklar[1].

Eben so wie die große Menge der Sinnesknospen zeigt die Anwesenheit der besprochenen Ganglien die Wichtigkeit der Oberlippe als Tastorgan. Die Ganglien bilden offenbar selbständige Centren, in welchen unangenehme Empfindungen schnelle Reflexe auslösen. Solche besondere Centren sind wegen der weiten Entfernung des oberen Schlundganglions nothwendig. Wir haben uns ihre Funktion wohl so zu denken, dass die sensiblen Fasern die von den Sinneszellen aufgenommenen Reize an die Ganglienzellen übermitteln, deren motorische Fortsätze an die Rückziehmuskeln der Oberlippe führen und deren Zusammenziehung veranlassen. Diese Rückziehmuskeln, welche Fortsetzungen der dorsalen Längsmuskulatur sind, liegen in ihrer Hauptmasse ganz in der Nähe der Ganglien, wie Fig. 21 zeigt[1].

---

[1] Herrn Professor Eimer verdanke ich den Hinweis, dass er schon ähnliche Gebilde beschrieben und abgebildet hat in Nervenzellen, welche im Randkörperstiel von Aurelia aurita und Rhizostoma unter dem Epithel, dem Stützblatt aufgelagert, sich finden (8, p. 166 u. 170 und Taf. IV, Fig. 25). Das Vorkommen eines solchen räthselhaften Körperchens in den Zellen ist etwas so Ungewöhnliches, dass Zellen, in denen ein solches sich findet, wohl mit Recht unter einander in Parallele gestellt werden. Ich habe das Körperchen in Zellen gefunden, welche durch ihre Verbindung mit Nerven und Sinnesorganen sich zweifellos als Nervenzellen ausweisen. Bei den verästelten Zellen der Medusen aber sind die morphologischen Kennzeichen der Nervenzellen so wenig zahlreich, dass eine Vermehrung derselben durch ein weiteres, wie es in jenem Körperchen sich bietet, willkommen sein muss, und das in diesem Falle um so mehr, als einerseits die Zellen von Hertwig (Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878) nicht gesehen worden sind, andererseits auch Lendenfeld (Über Cölenteraten der Südsee, VII, diese Zeitschrift, Bd. XLVII, p. 271) die Abwesenheit von subepithelialen Ganglienzellen bei den von ihm untersuchten Rhizostomen im Gegensatz zu Eimer hervorhebt.

Außer diesen Ganglien habe ich in den vom Schlundringe nach vorn verlaufenden Nerven nirgends eine Ganglienzelle gefunden; im Verlaufe der übrigen Ringnerven habe ich nur einmal eine solche beobachtet, und zwar eine bipolare, die in ihrer Beschaffenheit ganz den Zellen der centralen Ganglien glich.

Es ist mir nicht zweifelhaft, dass hier und da auch außerhalb der Sinnesgürtel ein Sinnesorgan gelegen ist, ganz abgesehen von dem regelmäßigen Vorkommen dieses Falles im ersten Segmente. Besonders in der Gegend der ventralen Borstenbündel, wo die Nerven vom Bauchganglion aus die Peripherie erreichen, tritt dies, wie mir scheint, häufiger ein. Doch ist das sicher, dass die Anordnung in den oben beschriebenen Sinnesgürteln überall den Grundzug in der Vertheilung der Sinnesorgane bildet.

Ob außer den Sinnesorganen auch noch einzelne Sinneszellen vorhanden sind, wie sie Lenhossék und Retzius abbilden, möchte ich nicht entscheiden. Merkwürdig ist mir jedenfalls, dass sich bei meinen Hämatoxylinpräparaten, in denen sich die Zellen der Sinnesknospen durch dunklere Färbung aufs deutlichste von den übrigen abheben, außerhalb dieser Knospen keine derart gefärbten Zellen fanden. Weiter habe ich in den Sinnesknospen stets nur Zellen von der angegebenen schlanken Gestalt gefunden, und keine der mannigfaltigen Formen, wie sie von jenen Forschern als Sinneszellen beschrieben werden. Vorausgesetzt aber, dass die von diesen als Sinneszellen angesprochenen Zellen wirklich solche sind, so müsste ein Theil derselben sicher außerhalb der Sinnesorgane liegen; denn sie stehen viel dichter gedrängt als diese Organe.

Welcher Art von Wahrnehmung dienen nun diese Sinnesorgane? Leydig sieht in den ähnlichen Organen bei den Hirudineen Tastorgane; Mojsisovics nennt sie Geschmacksknospen; Ude schließt aus ihrer weiten Verbreitung über den ganzen Körper, dass wir es hier mit Tastorganen zu thun haben; als solche führen sie auch **Vejdovský** und **Cerfontaine** auf. Die Annahme, es seien Organe des Tastsinnes, liegt uns wohl desswegen am nächsten, weil beim Menschen nur der Tast- (und Temperatur-) Sinn über den ganzen Körper verbreitet ist, und weil wir ferner die gleiche Verbreitung des Tastsinnes über den Wurmkörper bei jeder Berührung eines Wurmes experimentell bestätigt finden, während die Anwesenheit der übrigen Sinne nicht so ohne Weiteres in die Augen springt. Die Lage der Sinnesknospen an der vorderen oberen Schlundwand deutet wohl ferner darauf hin, dass sie auch dem Geschmackssinne dienen. Den besten Aufschluss aber bietet uns das Experiment[1]. Die Haut der Regenwürmer zeigt sich gegen chemische Reize in flüssiger oder dampfförmiger Gestalt (Chinin, Saccharin u. A.; Xylol und Kreosot) hochgradig empfindlich, und zwar am ganzen Körper; doch zeigt sich eine Steigerung der Empfindlichkeit am Hinterende und vor Allem am Kopfende; die Reaktion auf den Reiz besteht in starker Zusammenziehung der betr. Körperringe, bezw. heftigem Zurückziehen des Schwanzendes oder Kopfes. Diese Wirkung tritt bei Chinin noch bei starker Verdünnung ein; da eine ätzende Wirkung bei Chinin überhaupt ausgeschlossen ist, so müssen wir wohl annehmen, dass wir es hier direkt mit Geschmackswahrnehmung zu thun haben. Wärme- und Tastreize wirken in der gleichen Weise und an den gleichen Stellen wie chemische Reize. Eben so ist es bekannt, dass die Würmer auf plötzliche starke Lichtreize reagiren. Nun finden wir für die Wahrnehmung all dieser verschiedenen Reize nur eine Art von Sinnesorganen, daneben höchstens noch die — immerhin zweifelhaften — einzelnen Sinneszellen. Wir können diese Organe also nicht schlechtweg für Tastorgane ansprechen, und ihnen die Empfindlichkeit für Licht, Wärme und chemische Reize nur als nebensächliche Eigenschaften zuschreiben; vielmehr dürfte das Vermögen, jene anderen Reize wahrzunehmen, eben so in der Natur dieser Sinnesknospen liegen, wie das Tastvermögen. Wir haben es also hier mit Organen zu thun, wie sie **Ranke** (diese Zeitschr. Bd. XXV) als Übergangssinnesorgane, **Nagel** (20) als Wechselsinnesorgane bezeichnet haben. NAGEL definirt in dem vorher angeführten Werke dieselben folgendermaßen: »Wechselsinnesorgane nenne ich solche Apparate eines lebenden Wesens, vermittels deren von dem Wesen mehrere Gattungen von Reizen normaler (physiologischer) Weise wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten, die mehreren Sinnen gleichzeitig oder wechselweise dienen.

---

[1] Ich habe bei keinem Autor eine Angabe über diese Ganglien gefunden. Leydig (15) sagt von den aus den oberen Schlundganglien entspringenden und nach vorn verlaufenden Nerven, dass sie in der Oberlippe unmittelbar »unter der Haut, und zwar an dem unpigmentirten Ende mit einer Art Endgeflecht aufhören«. Ein solches Endgeflecht wird ja thatsächlich durch die Ganglienverbindungen hervorgebracht, und wir sehen auch hier, wie gut Leydig beobachtet hat.

---

[1] Die hier angeführten Versuche sind von Herrn Dr. **Willibald Nagel**, Assistenten am hiesigen physiologischen Institute, angestellt worden, der mir dieselben gütigst mittheilte. Auch hier sei ihm dafür bestens gedankt. Nähere Ausführungen über die Versuche sowie über die Lehre von den Wechselsinnesorganen bringt die umfassende Arbeit dieses Autors: »Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe«, welche binnen Kurzem in der Bibliotheca Zoologica, herausgegeben von **Leuckart** und **Chun**, erscheinen wird.

Eine ähnliche Anordnung der Sinnesorgane in Gürteln um die Körpersegmente kennen wir auch von anderen Oligochaeten, wenn auch im Allgemeinen unsere Kenntnis über die Hautsinnesorgane besonders bei den kleineren Arten eine geringe ist. Am deutlichsten erscheint die Anordnung bei Slavina appendiculata Udek., bei welcher ein Ring brauner Wärzchen die Mitte jedes Segmentes umgiebt; VEJDOVSKÝ hat nachgewiesen, dass diese Wärzchen Sinnesorgane sind. Bei Parenchytraeus litteratus Hesse stehen am ersten Körpersegment die Sinnespapillen in zwei Ringen angeordnet, welche die Mitte des Segments umgürten, wie ich (12) beschrieben habe. VEJDOVSKÝ ferner schildert am Clitellum von Rhynchelmis ringförmig angeordnete Sinneszonen. Ich bin überzeugt, dass diese Anordnung der Sinnesorgane in Ringen um den Körper bei den Oligochaeten weit verbreitet ist.

III. Zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Lumbriciden.

Seit HERING (11) seine grundlegende Arbeit über die Geschlechtsorgane des Regenwurms veröffentlicht hat, in welcher er trotz der damals noch viel geringeren Ausbildung der technischen Hilfsmittel in ganz ausgezeichneter Weise diesen schwierigen Gegenstand behandelte, sind noch sehr verschiedenartige Anschauungen über die Natur dieses Organsystems laut geworden, bis im Jahre 1886 BERGH (2) durch genaue Untersuchungen, die besonders an Embryonen und ganz jungen Thieren vorgenommen waren, die Richtigkeit der HERING'schen Auffassung über allen Zweifel erhob. In den Aufsätzen dieser beiden Forscher sind die verschiedenen Ansichten, welche von Anderen geltend gemacht wurden, des Näheren aus einander gesetzt: HERING geht ein auf die Forschungen von LEO, DUGÈS, HENLE, TREVIRANUS, STEENSTRUP, STEIN, HOFFMEISTER, MECKEL, d'UDEKEM und MEISSNER, während BERGH die Arbeiten von WILLIAMS, RAY-LANKESTER, CLAPARÈDE, HORST, E. PERRIER, BLOOMFIELD, VEJDOVSKÝ und ROSA bespricht. Es würde eine unnütze Wiederholung der Ausführungen von HERING und BERGH sein, wollte ich hier all die früheren Ansichten über die Geschlechtsorgane der Regenwürmer im Allgemeinen durchsprechen. Ich kann mich auf die Besprechung der neuesten Litteratur beschränken.

Es kommen hier in Betracht die Arbeiten von NEULAND (22) und GOEHLICH (10), von denen die erstere etwa zu gleicher Zeit wie BERGH's Arbeit, die andere nach derselben erschienen ist; außerdem behandeln VAILLANT (23) und ROSA (28) in zusammenfassenden Werken auch die Geschlechtsorgane der Lumbriciden. Was NEULAND betrifft, so bringt er zunächst einige Notizen über den feineren Bau des Eierstocks und den Inhalt der Receptacula seminis; bei der HERING'schen Auffassung des männlichen Apparates macht ihm die Frage Schwierigkeiten: wie sollen von den Hodendrüsen Spermatogonien in die äußersten Zipfel der Samenblasenanhänge kommen? Da ihnen die Eigenbewegung fehlt, so ist nicht abzusehen, woher sie die Kraft nehmen sollen »1) zur eignen Bewegung, 2) zur Überwindung der von dem Samentrichter hervorgerufenen Strömung, 3) zum Durchpressen durch die Lücken im Gewebe des Zuganges, 4) zur Überwindung der Schwerkraft, um in dem Anhange in die Höhe zu steigen und zum Schluss zur Kompensirung des Muskeldruckes des Leibesschlauches«. Seine Lösung ist: in den Anhängen der Samenblasen selbst befinden sich ebenfalls Hodendrüsen, wie er auf Zupfpräparaten dieser Anhänge zu finden glaubt, also die Samenblasen in ihrer ganzen Ausdehnung sind als Hoden anzusehen. Wir werden noch sehen, welche Erklärung diese seine Täuschung findet. — GOEHLICH steht schon ganz auf dem Boden der HERING-BERGHschen Auffassung über die Natur der einzelnen Theile des Geschlechtsapparates; er bespricht histologische Einzelheiten und geht dann näher auf die Receptacula seminis und die Absonderung von Sekret in denselben ein. In einigen Einzelheiten sind meine Ansichten abweichend von den seinigen, was ich im Folgenden noch näher anführen werde. — VAILLANT (23) hält verwunderlicher Weise bei Lumbricus foetidus Sav. an der Deutung der Samenblasen als Hoden fest (vgl. seine Taf. XXI, Fig. 1 *aa*) und verlegt diese in das 6., 7./8. und 9./10. Segment; vom Eierstock sagt er (p. 26), dass er bei Lumbricus im 11. Segment liege (wobei er nur die borstentragenden Segmente zählt). ROSA (28) giebt eine kurze Darstellung des Geschlechtsapparates der Lumbriciden, mit der ich mich ganz einverstanden erklären kann.

Ich selbst kann die Befunde von HERING und BERGH im ganzen Umfange bestätigen: die Geschlechtsdrüsen von Lumbricus bestehen aus zwei Paar Hoden und einem Paar Eierstöcke (Fig. 23); sie sind den Vorderwänden der Segmente angeheftet und sitzen dort rechts und links vom Bauchstrang, an der Stelle, wo das Segmentalorgan das Septum durchbohrt; die Hoden liegen im 10. und 11., die Ovarien im 13. Segmente[1]. Jeder Keimdrüse gegenüber liegt ein Wimpertrichter, der sich in die ausführenden Gänge fortsetzt; die Samenausführungsgänge jeder Seite vereinigen sich im 12. Segment, ihre Mündungen liegen im 15. Segment, zwischen dem Rücken- und Bauchborstenpaare jeder Seite; die Eileiter münden im 14. Segmente. In jedes Segment, welches Keimdrüsen enthält, öffnen sich Säcke zur Aufnahme der Geschlechtszellen, in das vordere Hodensegment an der Vorder- und Hinterwand je ein Paar Samenblasen, in das hintere eben so oder nur ein Paar an der Hinterwand, in das Eierstocksegment an der Hinterwand ein Paar Eihälter. Bei den Arten der Gattung Lumbricus Eisen kommt dazu noch in jedem Hodensegmente eine unpaare Samenkapsel, welche Hoden, Samentrichter sowie die Mündungen der zu dem Segmente gehörigen paarigen Samenblasen in sich fasst. Ich füge ein Schema bei, welches den Zusammenhang der Theile des Geschlechtsapparates bei den Lumbricusarten deutlicher macht als die in den Lehrbüchern gebräuchlichen Abbildungen (Fig. 23).

---

[1] Durch die BERGH'sche Arbeit ist leider dessen Zählung, welche nur die borstentragenden Segmente rechnet, in das Lehrbuch von BOAS eingedrungen. Diese Art der Zählung ist wohl endgültig abgethan durch die Erwägung, dass bei manchen ausländischen Lumbricinen nicht bloß das Peristomium, sondern auch die zunächst darauf folgenden Segmente keine Borsten tragen (ROSA).

Neues kann ich den bisher schon bekannten Verhältnissen nur in einigen Punkten zufügen; es sind etliche morphologische, sowie histologische und physiologische Bemerkungen, welche ich im Folgenden bringen werde.

Was zunächt die segmentale Anordnung der Keimdrüsen betrifft, so habe ich bei verschiedenen Arten (Lumbricus herculeus, Allolobophora chlorotica und arborea) im 12. Segmente rudimentäre Keimstätten gefunden; sie sind nur wenig entwickelt und gleichen vollkommen den embryonalen Keimdrüsen, wie ein Vergleich meiner Fig. 24 mit Bergh's Fig. 11*a* zeigt. Ob dieselben Hoden- oder Eierstocknatur haben, lässt sich bei ihrer geringen Ausbildung und bei ihrer Stellung im Segment zwischen Hoden und Eierstöcken nicht angeben; sie sitzen an der Stelle, wo das Vas deferens die Vorderwand des Segments durchbohrt; einen Flimmertrichter oder Anlagen eines solchen konnte ich an der gegenüberliegenden Wand nicht entdecken[1]. Diese Erscheinung, dass auch in anderen, als den gewöhnlich die Keimdrüsen tragenden Segmenten Anlagen von solchen vorkommen, ist wichtig für die Erklärung der wechselnden Lage und Zahl der Geschlechtsdrüsen bei den verschiedenen Gattungen der Oligochaeten.

Zur Histologie des Hodens habe ich nur Weniges hinzuzufügen. Die Kerntheilungen sind im ganzen Hoden vertheilt, ohne bestimmte Regel. Bei Lumbricus herculeus und mehreren Allolobophora-Arten fand ich regelmäßige, typische Kerntheilungsbilder mit zwei Attraktionssphären. Anders bei zwei Exemplaren von Allurus tetraëdrus; hier fand ich fast nur Kerntheilungsfiguren mit mehr als zwei Attraktionssphären (Fig. 27*a*—*c*); die chromatische Substanz wird nach drei oder gar vier Stellen aus einander gezogen; jede Attraktionssphäre wirkt dabei oft mit jeder anderen zusammen, so dass von einer die Züge achromatischer Fäden nach den zwei oder drei anderen hinübergehen; bisweilen kommt es auch vor, dass von einer Attraktionssphäre noch ein gesondertes Fadenbündel nach einer vereinzelt abseits liegenden anderen hinüberzieht (Fig. 27*c*). Wir haben es hier offenbar mit einem nicht normalen Zustand zu thun. — An den Hoden von Tubifex konnte ich, wie NASSE (21), keinen Peritonealüberzug wahrnehmen, während ich einen solchen am Lumbricidenhoden stets gefunden habe.

---

[1] Bergh hat in drei Fällen im 14. Segment überzählige Keimdrüsen gefunden, die natürlich als Ovarien anzusprechen sind; abnorm gelagerte überzählige Hoden fand er niemals. Woodward (Proc. Zool. Soc. London 1892) fand bei einer Allolobophora Ovarien in den Segmenten 12—18.

Wie die Hoden, so sind auch die Eierstöcke vom Peritoneum überzogen, doch sind die Zellen desselben auf Schnitten bisweilen nicht leicht nachzuweisen. An einem ausgewachsenen Eierstock kann man drei Theile unterscheiden, die in der Längserstreckung desselben auf einander folgen: dem Septum zunächst liegt die Zone der Keimzellen; dann folgt die Zone der Zellvermehrung, woran sich als letzte die Zone der Eizellen anschließt. In der Zone der Keimzellen (Fig. 30 *kz*) nimmt die Deutlichkeit der Zellgrenzen ab, je näher man der Anheftungsstelle des Ovars kommt; sie kann dort ganz verschwimmen, so dass die Zellkerne in einer gemeinsamen Protoplasmamasse zu liegen scheinen. Die Kerne haben hier zahlreiche kleine Chromatinanhäufungen, welche in der ganzen Oberfläche des Kernes gleichmäßig vertheilt liegen und durch feine Fädchen verbunden sind, wie es BERGH schildert und abbildet. Die Zone der Zellvermehrung (Fig. 30 *ktz*) ist wenig breit; sie wird durchschnittlich durch drei bis vier Zelllagen gebildet; es liegt hier Kerntheilung neben Kerntheilung, und durch die dunkle Färbung der Theilungsfiguren wird diese Zone auf Schnitten sehr deutlich erkennbar. Sie durchsetzt das ganze Ovar wie eine Scheidewand; doch steht sie nicht immer senkrecht zur Längsachse des Ovars, sondern ist oft kuppelartig gewölbt, wobei die Spitze der Kuppel dem freien Ende des Ovars zugewendet ist. In der hinter ihr liegenden Zone der Eizellen (Fig. 30 *ez*) konnte ich keine Kerntheilungen mehr finden; ich glaube, dass die Zellen, welche hier liegen, fertige Eier sind, welche nur noch wachsen müssen, jedoch sich nicht mehr theilen — die Theilungsvorgänge bei der Reifung (Richtungskörperbildung) natürlich ausgeschlossen. Die Zellgrenzen in dieser Zone sind deutlicher als in der der Keimzellen; die Eizellen sind durchgehends größer als die Keimzellen; ihre Kerne sind gegen die der letzteren verändert: sie sind größer, die Vertheilung des Chromatins ist eine andere, indem die an den Kreuzungspunkten des Fadennetzes gelegenen Anhäufungen geschwunden sind, und sie enthalten zum Theil ein ziemlich großes Kernkörperchen. CLAPARÈDE giebt an, dass sich zwei Kernkörperchen in den Eiern finden; ihm schließt sich NEULAND an; BERGH und VEJDOVSKÝ jedoch bemerken, dass sie derartige Eizellen nie gefunden haben; ich habe nur selten zwei Kernkörperchen in einem Ei gesehen, wie in dem Fig. 31 abgebildeten Eie von Allurus tetraëdrus Sav.

An den Eizellen von Lumbricus habe ich noch eine weitere Beobachtung gemacht: bei mit Chromosmiumessigsäure behandelten Präparaten finde ich im Plasma jeder Zelle einen dunkleren, bräunlich gefärbten Fleck von meist bohnenförmiger oder ovaler Gestalt (Fig. 30 *ed*); bisweilen sind auch mehrere solcher Flecke von unregelmäßiger Gestalt wahrzunehmen (Fig. 30, die Zelle an der Spitze des Ovars). Ich betrachte die Flecke als Anhäufungen von Nahrungsdotter, dessen Fetttröpfchen sich mit Osmiumsäure dunkel gefärbt haben[1].

Natürlich sind nicht während der ganzen Entwicklung des Eierstocks diese drei Zonen vorhanden; im ganz jungen Eierstock finden wir nur Keimzellen; an der Spitze des Ovars tritt dann eine Kerntheilungszone auf, welche beim Wachsthum desselben nach hinten fortschreitet, während die aus diesen Kerntheilungen hervorgegangenen Eizellen das Vorderende des Eierstockes einnehmen. Je älter also ein Eierstock ist, um so mächtiger ist die Zone der Eizellen im Verhältnis zu den beiden anderen.

Auch bei einigen anderen Oligochaeten habe ich diese verschiedenen Zonen des Ovars unterscheiden können, so bei Fridericia Ratzelii, Tubifex rivulorum, Limnodrilus Udekemianus und Lumbriculus variegatus[2]. Auch hier zeigen die Zonen vor und hinter der Kerntheilungszone die gleichen Unterschiede: die Zellkerne der Keimzellen kleiner mit vielen Chromatinpunkten, die Kerne der Eizellen mit feinem Chromatinnetz und stets nur einem, gewöhnlich sehr großen Nucleolus, unter einander verschieden groß, je nach der Ausbildung des Eies, doch stets größer als die der Keimzellen. Das Verhalten, dass die Kerntheilungen nicht verstreut, sondern in einer scharf ausgeprägten Querzone liegen, ist für die Eierstöcke kennzeichnend, und kann im Zweifelsfalle zur Entscheidung über die Natur der Drüse dienen.

Wie bekannt, liegen Hoden und Samentrichter jedes Segments bei den Arten der Gattung Lumbricus in einer Samenkapsel, so dass wir zwei hinter einander liegende unpaare Samenkapseln haben, nämlich im 10. und 11. Segment. Nach Bergh kommt die Samenkapsel dadurch zu Stande, dass durch »die betr. Segmente oberhalb der Hoden, der Bauchkette und der Mündungsstellen der Samenblasen und unterhalb des Darmkanals und des Bauchgefäßes eine feine Haut horizontal ausgespannt ist, durch welche die Segmenthöhle in eine obere größere und eine untere kleinere Abtheilung zerfällt; der Raum der Samenkapsel ist also nur ein abgegliederter Abschnitt der Leibeshöhle«. Diese

---

[1] Nach Voigt (33) kommen auch bei Branchiobdella Dotterkerne in den Eiern vor (vgl. seine Fig. 20), doch nur als ausnahmsweise Erscheinung; wo sie vorkommen, finden sie sich aber immer in großer Anzahl.

[2] Voigt (33) giebt an, dass bei Branchiobdella die Zellvermehrung im Eierstock nicht auf einen bestimmten Bezirk beschränkt ist.

Darstellung entspricht nicht ganz den Thatsachen; vielmehr ist die Hülle der Samenkapsel ein das betreffende Segment durchziehender Schlauch, der an den das Segment vorn und hinten abschließenden Septen auf einer bohnenförmigen Linie sich ansetzt (wobei die Konkavität der Bohne nach oben gekehrt ist); innerhalb dieser Linie liegen die Ursprungspunkte der Hoden, die Mündungen der Samentaschen, die Durchtrittsstellen der Bauchganglienkette und die Austrittsstellen der Samenleiter (vgl. Textfigur III). Die Samenkapsel wird also, außer vorn und hinten, von allen Seiten und nicht bloß von oben her von einer besonderen Haut umfasst, ihre ventralen und seitlichen Wände werden nicht von der Körperwand gebildet (Fig. 28 *sk*). Der in der Samenkapsel verlaufende Nervenstrang ist von einer besonderen Hülle umgeben, eben so die von diesem ausgehenden peripheren Nervenstränge; so zeigt ein Querschnitt, der wie Fig. 19 durch diese austretenden Nerven geht, die Samenkapsel (*sk*) in zwei scheinbar getrennten Theilen, einen über und einen unter dem Bauchstrange liegend; vor und hinter dem Nervenaustritt aber hängen diese Theile zusammen.

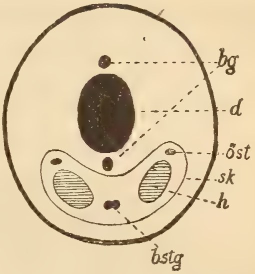


Fig. III. Schema des Septums 9/10, von hinten gesehen. *bg*, Durchtrittsstellen von Blutgefäßen; *bstg*, Durchtritt des Bauchnervenstranges: *d*, Durchtritt des Darmes; *h*, Ansatzstelle des Hodens; *öst*, Öffnung der Samentasche; *sk*, Ansatzlinie der Samenkapsel.

Die Wände der Samenkapsel scheinen Duplikaturen des Peritoneums zu sein: sie tragen auf beiden Seiten ein flaches Epithel, jedes eine Fortsetzung des Peritonealüberzuges des Septums. Zwischen den beiden Epithellagen breitet sich eine dünne Lage von Bindegewebe, vielleicht auch Muskelzellen aus und verlaufen Blutgefäße; an den Stellen, wo die Haut an die Septen sich ansetzt, ist diese Zwischenlage oft ziemlich dick (Fig. 28)[1].

Die Samenblasen entstehen, wie **Bergh** fand, als bindegewebige Wucherungen an den Septen, und zwar befinden sich dieselben auf der entgegengesetzten Seite des Septums als das Segment, zu dem sie gehören. Von dem letzteren stülpt sich ein Gang in die Wucherungen ein, dessen Hohlraum mit den Lücken im Bindegewebe der letzteren kommunicirt (vgl. das Schema Fig. 23). Diese Eingänge in die Samentasche sind eng und beim erwachsenen Thiere schwer zu finden; ich habe einen solchen in Fig. 26 abgebildet. Die Bindegewebslücken sind zunächst noch unbedeutend, so lange noch keine Spermatogonien in sie eingedrungen sind (Fig. 25). Später erweitern sie sich immer mehr, je mehr sie sich füllen, und die Wände, welche die einzelnen Lücken trennen, werden immer dünner. Die Spermatogonien bleiben eine Zeit lang unentwickelt neben schon weiter entwickelten Samenzellen in den Samenblasen liegen und füllen zeitweise die Räume in dichten Haufen. Solche Haufen noch nicht weiter entwickelter Spermatogonien, die durch Zerzupfen der Samenblasen isolirt waren, sind es wohl auch gewesen, durch welche Neuland sich Keimstätten in den Samenblasen vortäuschen ließ. — Die Samenblasen sind außen vom Peritoneum überzogen; eine Cuticula, wie Neuland angiebt, fand ich nie.

---

[1] Neuland (29, p. 49) sah richtig, dass sich die Samenkapsel »von dem Hautmuskelschlauch vollständig abhebt«; irrig ist seine Angabe, dass die Wand der Kapsel »auf beiden Seiten ihrer Begrenzung eine schwache Cuticula zeige«; vielmehr sieht man deutlich als äußerste und innerste Lage die platten Zellen des Peritoneums.

Bei den Limicolen sind die Samen- und Eiblasen einfach Ausstülpungen der Septa; diese Ausstülpungen entstehen erst zu der Zeit, wo die Segmente schon von Geschlechtsprodukten erfüllt sind, vielleicht erst durch den Druck der letzteren. Doch muss ich zufügen, dass ich bei Fridericia Ratzelii auch Eiblasen fand, die ausgestülpt waren, ohne dass Geschlechtsprodukte darin lagen oder dass das Segment schon sehr mit solchen erfüllt war. Die Samenblasen dehnen sich bisweilen außerordentlich aus, indem sie eine große Zahl von Septen durchbohren: bei Psammoryctes fand ich sie bis ins 17., bei Tubifex sogar bis ins 21. Segment reichend. Bei den Lumbriciden dagegen durchbohrt eine Samenblase nie ein Septum, sondern drängt es höchstens ein Stück weit vor sich her.

Wir kommen jetzt an die Frage: wie gelangen die Spermatogonien in die Samenblasen?

Dieselbe ist bisher stets ohne Erfolg in Angriff genommen. Bergh sagt, dass ihm hier jede Erklärung fehle; Rosa meint, dass die Samenblasen eine gewisse Zusammenziehbarkeit besäßen, die sie fähig machten, die Geschlechtsprodukte anzusaugen, indem sie beim Aufhören der Zusammenziehung sich durch ihre Elasticität wieder erweiterten, während eine Klappenvorrichtung den Samenzellen das Wiederausströmen bei erneuter Zusammenziehung wehrte; nach der Reifung sollen die Spermatozoen durch ihre Eigenbewegung die Samenblase verlassen. Welche Schwierigkeiten Neuland in dieser Frage sieht, und wie er sich mit ihnen abfindet, habe ich schon oben aus einander gesetzt.

Bei der Prüfung des Inhalts der Samenkapseln fand ich Haufen von runden Zellen, welche dicht neben einander lagen und welche ich für Spermatogonien halte, die, vom Hoden nach der Sprengung der Peritonealhülle abgefallen, sich hier aufgehäuft hatten. An den Rändern dieser Zellhaufen sah ich, dass die Zellen nach der Seite hin, wo sie frei lagen, gezackte durchsichtige protoplasmatische Fortsätze ausstreckten (Fig. 29 *a*), wie die Scheinfüßchen von Amoeben, an Zellen, die von den übrigen abgetrennt waren, fand ich solche, die derartige Fortsätze auch nach anderen Seiten hin aussandten, wobei aber die Zahl der Fortsätze auf der einen Seite überwog (Fig. 29 *b—d*). Die regelmäßige Form der Zellen, ihre Lage in den Samenkapseln und ihr enges Zusammenliegen zu Haufen machen mir es wahrscheinlich, dass wir es hier mit Spermatogonien zu thun haben. Von den Lymphkörperchen der Leibeshöhle sind sie deutlich durch ihre Größe und ihr granulirtes Plasma unterschieden. Dann haben wir hier die Erklärung, wie die Spermatogonien in die Samenblasen gelangen: durch amöboide Bewegung. Damit ist jede weitere Annahme von Hineinpressen in die Samenblasen, von Ansaugen durch die Samenblasen, unnöthig; damit erklären sich ohne Weiteres auch die von Neuland aufgeworfenen Fragen. Nur eines: wie finden sie den Weg in die Samenblasen? Werden sie durch irgend welche Stoffe, Sekrete derselben angezogen? Darauf muss ich die Antwort schuldig bleiben[1].

---

[1] Nasse (21) berichtet von den freigewordenen Spermatogonien von Tubifex, dass das Protoplasma derselben oft unregelmäßige Zacken und Fortsätze zeigt (vgl. seine Fig. 17). Sollte dort ebenfalls eine amöboide Bewegung der Spermatogonien stattfinden?

Solche mit Fortsätzen ausgestattete Zellen, wie ich sie in Fig. 29 *a—d* abgebildet habe, zeichnet Lieberkühn (17) in seinem Aufsatz »Evolution des Grégarines« auf Taf. VI, Fig. 7—14 und Taf. VII, Fig. 4 und 5. Er sagt, dass man im Regenwurm Amöben verschiedener Gestalt finde: solche mit wenig inneren Granula, und ferner größere, stark granulirte: »letztere trifft man bei manchen Exemplaren von Lumbricus zahlreich im Hoden«. Er bildet ferner Übergangszustände zwischen amöboiden Zellen und Gregarinen ab; doch behauptet er nicht direkt, dass alle diese amöboiden Zellen Gregarinen geben. Er sagt in einem Nachwort mit Bezug hierauf: »Parmi les corpuscules mobiles que l'on rencontre dans la cavité péritonéale des Lombrics et que, dans mon Mémoire, j'ai nommées amibes, il y en a peut-être, qui sont de jeunes grégarines, et les autres peuvent avoir encore une autre signification.«

Spätere Forscher haben die Unrichtigkeit der Lieberkühn'schen Ansichten erwiesen. So sagt Bütschli (4) in seinem großen Protozoënwerke (Bd. I, p. 552 f.): »dass sich die Sporen dieser Monocystiden, wie Lieberkühn annahm . . ., direkt in ihrem Parasitenträger wieder zu Gregarinen entwickelten, dürfte kaum zulässig erscheinen«. Außerdem sehen die Anfangsstufen der Gregarinenentwicklung, welche aus Sporen hervorgehen, sowohl nach den Abbildungen van Beneden's (bei Bütschli Bd. I, Taf. XXXVI, Fig. 6) als auch nach denen Bütschli's (ebenda Taf. XXXV, Fig. 8) ganz anders aus als die Bilder meiner Fig. 29; vor Allem vermissen wir überall die durchsichtigen Scheinfüßchen, die so deutlich hervortreten bei den sich bewegenden Spermatogonien.

Außerdem fanden sich in der Samenkapsel von Lumbricus herculeus bisweilen amöbenartige Zellen, welche sich sowohl von den Lymphkörperchen der Leibeshöhle als von den Spermatogonien unterscheiden, von ersteren durch ihre

Wie steht es nun mit den Eiern; kommen dieselben auf ähnliche Weise in den Eihälter oder herrschen hier andere Verhältnisse? Die Mündung des Eihälters ist rings von Wimpern des Flimmertrichters umgeben (Fig. 23), und es ist wohl sicher, dass durch deren Bewegung die Eier in den Eihälter geschafft werden. Entleert werden sie aus demselben wahrscheinlich durch die Kontraktion von Muskelfasern.

Betreffs der Samentrichter möchte ich zunächst die irrthümliche Angabe Goehlich's zurückweisen, welcher sagt, dass sie ein zweischichtiges Epithel haben, das auf beiden Seiten Wimpern trägt. Ich konnte stets nur auf einer Seite Wimpern bemerken, auf der anderen ist der Trichter vom Peritonealepithel überzogen; zwischen beiden liegt Bindegewebe, in welchem sich ein dichtes Netz von Blutgefäßen ausbreitet. Diese Blutgefäße dienen wohl hauptsächlich dazu, dem Wimpertrichter Nahrung zuzuführen für das außerordentlich schnelle Wachsthum, dem derselbe zur Zeit der Geschlechtsreife unterliegt. Nicht jedoch dürfte dieser Gefäßreichthum auf eine Sekretion schließen lassen, wie Hering meint; ich habe im Samentrichter nie Drüsenzellen erkennen können.

Was die accessorischen Theile des Geschlechtsapparates angeht, so mögen hier zunächst einige Bemerkungen über die Tubercula pubertatis Platz finden[1]. Bei einem Querschnitte durch das Clitellum fällt ein Unterschied zwischen den Tubercula pubertatis und dem dorsalen Theile des Gürtels auf. Cerfontaine, der dies zuerst erwähnt, hat in den Tubercula pubertatis drei Arten von Drüsenzellen gefunden, nämlich außer den im Gürtel vorkommenden zwei Arten, den oberen grobkörnigen und den unteren sehr fein granulirten Drüsenformen noch eine dritte, welche in der Lage den letzteren gleicht und ihrem Aussehen nach nur eine Modifikation von jenen ist. Nach meinen Befunden bei Lumbricus rubellus zeichnen sich die Tubercula pubertatis dadurch aus, dass ihnen eine Drüsenform des übrigen Gürtels fehlt,

---

Größe, von letzteren durch den Mangel der Granulirung, von beiden durch die langgestreckte Form, während bei jenen der runde Zellkörper immer deutlich hervortritt. In ihrem Inneren sah ich gefressene Samenfäden; bisweilen hatten die Zellen auch den Samenfaden noch nicht vollständig aufgenommen. Hier haben wir es wohl zweifellos mit Schmarotzern zu thun, wahrscheinlich mit schmarotzenden Amöben.

[1] Vejdovský (32, p. 154) identificirt diese Tubercula mit den ventralen Borstenwülsten, doch mit Unrecht. Zwar können sich die Anschwellungen so weit ausdehnen, dass sie auch noch über die Bauchborsten hinübergreifen; doch ist ihre normale Lage zwischen der dorsalen und ventralen Borstenreihe, in der Höhe der männlichen Geschlechtsöffnung. Bei Lumbricus rubellus z. B. greifen sie nicht auf die Borsten über.

nämlich die oberen, stark gekörnelten Drüsen. Da diese sich mit Hämatoxylin sehr dunkel färben, so macht sich ihr Fehlen sehr leicht dadurch bemerklich, dass die Gegend der Tubercula pubertatis viel heller ist als die übrigen Theile des Gürtels. Vejdovský giebt an, dass die stark gekörnelten Drüsen in die schwach färbbaren granulirten übergehen; er hat Zwischenformen zwischen beiden gefunden; damit erkläre ich mir das Fehlen derselben auf den Tubercula; denn da sich diese schon früher als der Gürtel anlegen, werden auf ihnen die gekörnelten oberen Drüsen schon alle in schwach granulirte untere sich umgewandelt haben. Der Unterschied zwischen meinen Befunden und denen Cerfontaine's wäre dann darin zu suchen, dass Cerfontaine jüngere, ich aber weiter ausgebildete Stufen des Clitellum vor mir hatte.

Zum Schlusse komme ich auf gewisse Drüsen zu sprechen, welche an der ventralen Seite des Clitellums liegen, jedoch nicht anf diese Stelle beschränkt sind, sondern auch an anderen Orten des Wurmkörpers angetroffen werden. Man findet z. B. bei Lumbricus herculeus an der Bauchseite sämmtlicher Gürtelsegmente eine mächtige Drüsenschicht, »deren stark geschwollene, birnförmige, mit einer hyalinen oder feinkörnigen Drüsensubstanz gefüllte Elemente tief in die Leibeshöhle hineinragen« (Vejdovský). Bei anderen Arten ist die Bauchseite nicht aller Gürtelsegmente mit solchen Drüsenpolstern ausgestattet, sondern einige sind frei davon; so finden sich bei Lumbricus rubellus diese Drüsen nur im ersten, dritten und sechsten Gürtelsegmente.

Die Ansichten über diese Drüsen gehen aus einander. Vejdovský meint, dass sie »mittels feiner, sich zum Distalende verengender Ausführungsgänge überall durch die Hypodermis nach außen münden und an der ganzen Unterseite des Gürtels secerniren«; er giebt an, dass diese Drüsenschicht »offenbar aus mesoblastischen Elementen« bestehe, und erwägt, ob sie mit der von Fraisse (9) beschriebenen Cutis übereinstimme. Hering giebt über ihren Bau nur an, dass sie »ihrem Gewebe nach von den Gürteldrüsen wahrscheinlich verschieden« seien.

Genaue Untersuchung des Baues dieser Drüsen an verschiedenen Arten (Lumbricus rubellus, herculeus, castaneus; Allurus tetraedrus; Allolobophora foetida) ließ mich Folgendes erkennen. Die Drüsenwülste bestehen aus Bündeln langgestreckter Drüsenzellen, von denen jede einzelne etwa einem lang sich ausziehenden Tropfen einer zähen Flüssigkeit gleicht: sie hat einen sehr verlängerten dünnen unteren Theil, den man als Ausführungsgang bezeichnen könnte, und einen keulen- oder birnförmigen oberen Theil, welcher den Zellkern enthält und der secernirende Theil der Drüsenzelle ist. Diese Drüsenzellen stehen zu hundert und aber hundert zusammen, in Bündel gesondert, und ihre Ausführungsgänge münden alle in einen Raum, der als eine Einstülpung der Epidermis angesehen werden muss. Dieser Raum ist in eine Anzahl von Einbuchtungen ausgezogen, wie es in Fig. 32 auf einem Querschnitte zu sehen ist, und gleicht etwa dem Inneren einer mit vielen Zipfeln versehenen Narrenkappe; wo er nach außen mündet, verengert er sich wieder. Zwischen den Einmündungen der Drüsenzellen stehen kleine kernartige Epidermiszellen, gleichsam als Stützzellen.

Von diesen Drüsen finden sich in den Segmenten, in denen sie vorkommen, jedes Mal vier; dieselben öffnen sich meist von hinten her in die Borstensäckchen der vier Bauchborsten dieses Segmentes, sehr nahe an deren äußerem Ende (Lumbricus rubellus); bei Lumbricus herculeus fand ich sie dicht hinter den Borsten ausmündend. Und weiter, die Drüsen kommen nur in solchen Segmenten vor, wo Geschlechtsborsten gelegen sind: sie sind an die Geschlechtsborsten gebunden[1].

Diese vier Drüsen füllen den ganzen ventralen Raum des Segmentes aus und drängen sich noch in die Nachbarsegmente hinüber, wenn dort nicht ebenfalls solche Drüsen sind. Sie liegen bald unter der Ringmuskulatur, welche dann ziemlich ungestört über sie hinwegzieht (Lumbricus herculeus), oder sie durchsetzen diese und dringen zwischen die Längsmuskulatur ein, so dass nur zerstreute Bündel von Längsmuskeln sich zwischen den Drüsenzellbündeln finden (Fig. 32; Lumbricus rubellus, Allurus tetraedrus). In allen Segmenten, wo Geschlechtsborsten sich finden, konnte ich auch die Drüsen nachweisen. Da nun die Geschlechtsborsten nicht von den Drüsen gebildet sein können, so müssen beide wohl in anderem Zusammenhange stehen, und zwar so, dass beide die gleiche Aufgabe haben, bei der Begattung die Thiere mit einander zu verbinden. Geschlechtsborsten finden sich bei den von mir untersuchten Würmern in folgenden Segmenten: bei Lumbricus herculeus im 10., 15., 26., 31., 32—37. (1.—6. Gürtel-) und 38. Segmente; bei Lumbricus rubellus im 27., 29. und 30. (1., 3. und 6. Gürtel-) Segmente; bei Lumbricus castaneus im 10. (bei anderen Exemplaren im 11.) im 30. und 33. (3. und 6. Gürtel-) Segmente; bei Allolobophora foetida im 9., sowie im 28., 29. und 30. (3., 4., 5. Gürtel-) Segmente; bei Allurus tetraëdrus endlich im 9. (oder 10. oder 9. und 10.) und 22. (1. Gürtel-) Segmente. Hering betrachtet die Geschlechtsborsten sowohl wie die Drüsen als Haftorgane; von den letzteren sagt er: »Da sie sich an den Stellen befinden, wo die Vereinigung der sich begattenden Würmer besonders innig ist, so besteht ihre Funktion offenbar in der Absonderung des ziemlich festen Schleimes, der die beiden Würmer an diesen Stellen förmlich zusammenleimt, und den man nach der Begattung hier und da als feste gallertige Masse die Bauchfläche überziehen sieht.«

---

[1] Dies hat schon Hering angegeben, und Vejdovský führt an, dass mit den Geschlechtsborsten Drüsen zusammengehören. Letzterer bringt die Entstehung der Borsten mit den Drüsen in Zusammenhang; er sagt: »Die Veranlassung zur Bildung der Geschlechtsborsten der Lumbriciden geben offenbar nur die drüsigen Anschwellungen an den oben erwähnten Segmenten; an den Gürtelborsten sind es offenbar die Tubercula pubertatis, in denen die Bauchborstenfollikel verborgen sind« . . . »Die Follikelelemente schwellen bedeutend auf, indem sie mit reichlichem drüsigen Inhalte gefüllt sind, und können wohl eine mächtigere Borste produciren als Follikel der lokomotorischen Borstenbündel.« Auch Hering sagt schon, dass das die Basis der Geschlechtsborsten »umschließende, in der Leibeshöhle gelegene Säckchen bedeutend größer ist und außer den Borstenmuskeln eine drüsige Masse enthält.« Ich konnte mich lediglich von der mächtigeren Entwicklung dieser Borstensäckchen überzeugen; Drüsen oder drüsige Massen habe ich an denselben nicht bemerkt. Jedenfalls können die von mir beschriebenen und abgebildeten Drüsen, welche zu den Geschlechtsborsten gehören, mit der Bildung derselben nichts zu schaffen haben, wie schon daraus hervorgeht, dass sie ganz unten in die Borstentasche oder gar von derselben getrennt selbständig ausmünden.

Fraisse (9) sah an der Mündung der Borstensäcke »Einbuchtungen drüsiger Art«. Seine Abbildung (Taf. IV, Fig. 6) zeigt, dass er zweifellos die von mir auf Fig. 32 abgebildeten Drüsen vor sich hatte; doch erkannte er die secernirenden Zellen nicht, sondern hält das auskleidende Cylinderepithel für secernirend; die Drüsenzellbündel aber glaubt er »als der Cutis angehörend ansprechen« zu müssen. Er schreibt diesen Drüsen die Bildung der Spermatophoren zu.

In den betreffenden Segmenten kommen außer diesen Drüsen keine weiteren vor; die Spermatophorenbildung dürfte also kaum hier geschehen, wie Fraisse annimmt. Bemerkenswerth ist, dass ich im Gegentheil bei Lumbricus rubellus und Allurus tetraëdrus die Beobachtung machte, dass in den die Geschlechtsborsten und die zugehörigen Drüsen enthaltenden Gürtelsegmenten die Epidermis der Bauchseite niedrig ist und besonders im Umkreis der Borstenmündungen der Drüsen entbehrt (ähnlich wie in den Intersegmentalfurchen), während sie in den anderen Gürtelsegmenten auch an der Bauchseite stark drüsig und durch Entwicklung tiefer liegender Drüsenzellen etwas verdickt ist, wenn auch nicht so sehr wie an der Dorsalseite des Gürtels. Es scheinen in jenen Segmenten die Geschlechtsborstendrüsen für die Drüsenthätigkeit der Epidermis einzutreten; vielleicht ist der tiefere Grund hierfür darin zu suchen, dass das Segment nach Maßgabe der in ihm verlaufenden Blutgefäße nicht so viel Sekretstoffe abzugeben vermag, dass außer Rücken- und Seitentheilen der Epidermis und den Borstendrüsen auch noch die Epidermis der Bauchseite secerniren könnte.

Ähnliche Drüsenbezirke finden sich auch an den Wülsten, welche die männlichen Geschlechtsöffnungen umgeben; man bezeichnet sie als Prostata. Hier ist ein großer Theil der Epidermiszellen zu langgestreckten Drüsenzellen umgewandelt, welche Beddard treffend mit denen des Clitellums vergleicht; sie sind genau so gestaltet wie die Drüsenzellen der Geschlechtsborstendrüsen. Die Geschlechtsborstendrüsen unterscheiden sich von der Prostata überhaupt lediglich durch die Einstülpung der Epidermis, welche offenbar nur der Oberflächenvermehrung und somit der massigeren Entwicklung des Drüsenkomplexes dient[1]. Eine solche massige Entwicklung der Drüse zu ermöglichen, dazu dient offenbar die eigenthümliche Form der Drüsenzellen; denn diese bewirkt, dass auf einer verhältnismäßig geringen Oberfläche eine außerordentlich große Menge solcher Drüsenzellen münden kann, deren secernirende Theile einen bei Weitem größeren Raum einnehmen würden, als ihn die Oberfläche bietet. Bei den Drüsen der Wirbelthiere wird durch Einstülpung die secernirende Fläche vergrößert, und die Mächtigkeit der Drüse hängt von der Zahl und Länge der Einstülpungen ab. Hier, wo Einstülpungen nur in geringerem Maße oder gar nicht vorkommen — ich möchte sagen, wo sie eine neue, noch nicht weit verbreitete Erfindung sind — wird das gleiche Ziel auf die geschilderte Weise erreicht[2].

So haben wir am Regenwurmkörper eine interessante Reihe verschiedener Arten von Drüsen vereinigt; zunächst bietet sich die ganze Epidermis an den meisten Stellen als Träger zahlreicher Drüsenzellen; doch ist hier keine Besonderheit zur Vermehrung des für eine gewisse Fläche bestimmten Drüsensekretes eingetreten; anders bei dem Gürtel und der Prostata, wo diese Vermehrung durch die merkwürdige Umformung der Drüsenzellen in langgezogene Schläuche mit dünnen »Ausführungsgängen« bewirkt wird; bei den Geschlechtsborstendrüsen endlich ist noch das Mittel hinzugekommen, was bei den Wirbelthieren ausschließlich dazu dient, das Sekret für eine gewisse Oberfläche möglichst zu mehren: die Einstülpung des secernirenden Epithels.

Auch bei anderen Oligochaeten haben wir Drüsen, welche den Prostatadrüsen der Lumbriciden im Baue gleichen: so habe ich bei verschiedenen Enchytraeusarten Komplexe solch langgestreckter Drüsen als »Kopulationsdrüsen« beschrieben[3].

Tübingen, Ende Mai 1894.

---

[1] Die Parallele mit der Prostata schließt ohne Weiteres die Folgerung in sich, dass die Geschlechtsborstendrüsen ektodermalen Ursprungs sind und nicht mesodermalen, wie Vejdovský meint.

[2] Cerfontaine nennt solche Drüsen — mit Anlehnung an den von F. E. Schulze gebrauchten Namen »epitheliale Drüsen« — wegen ihrer Lage unter der Epidermis »subepitheliale«.

[3] Unter den gleichen morphologischen Gesichtspunkt fallen die Drüsenanhäufungen, welche sich am Vorderdarm der Oligochaeten finden: sie bestehen aus

Verzeichnis der angeführten Schriften.

1. F. E. Beddard, On the anatomy of Allurus tetraëdrus. in: Quarterly Journ. of Microscop. Science. New Series. Vol. XXVIII.
2. R. S. Bergh, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. in: Diese Zeitschr. Bd. XLIV. p. 303 bis 332.
3. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. p. 64—69.

Bündeln langgezogener, aus Epithelzellen hervorgegangener Drüsenzellen, deren verdünnte untere Enden, »Ausführungsgänge«, dicht neben einander liegen und Stränge bilden, die dann erst an dem Vorderdarmepithel aus einander weichen, wo die einzelnen Drüsenzellen zwischen den Zellen des Darmepithels ausmünden. Am deutlichsten erkennbar sind diese Verhältnisse bei den Naideen, bei Psammoryctes und bei Branchiobdella; sehr gut zu beobachten sind diese Drüsenzellbündel auch am Pharynx von Tubifex. Bei allen bis jetzt genannten Formen liegen die Drüsentheile noch verhältnismäßig nahe der Ausmündungsstelle, d. h. die ausführenden Theile der Zellen sind ziemlich kurz. Länger ausgezogen sind diese schon bei den Pharynxdrüsen von Lumbricus. Am allermeisten aber ist dies geschehen bei den Pharynxdrüsen der Enchytraeiden, den sog. Septaldrüsen, so sehr, dass man ohne vergleichende Betrachtung wohl kaum die wahre Natur dieser Drüsen erkennen kann, wie sie denn bisher allen Forschern verborgen geblieben ist und auch von mir (12) trotz meiner günstigen Präparate nicht erkannt wurde. Eine genaue Nachprüfung meiner Präparate von Pachydrilus litoreus und Fridericia Ratzelii haben mir die unumstößliche Gewissheit gegeben, dass wir in den Septaldrüsen der Enchytraeiden nichts Anderes zu sehen haben als Bündel der secernirenden Theile von langgezogenen Drüsenzellen, und dass die sog. Ausführungsgänge dieser Drüsen nichts sind als die neben einander verlaufenden ausführenden Theile dieser Drüsenzellen. Daher die Streifung, welche die sog. Ausführungsgänge zeigen und die ich als Zeichen der Zähigkeit des abgesonderten Sekretes deutete, die aber nur durch die Trennungslinien der verschiedenen ausführenden Theile der Drüsenzellen hervorgebracht wird; daher die nach einer Seite hin in einen Fortsatz verlängerten Zellen (vgl. meine Fig. 23 in 12), in denen Michaelsen Ganglienzellen sah; daher die merkwürdige Ausmündung der »Septaldrüse« zwischen den Epithelzellen des Pharynx, mit so außerordentlich vielen Ausführungsgängen, die ich als Intercellularräume deutete (vgl. meine Fig. 24 in 12). Die Drüsenzellen sind hier durch mehrere Segmente hin ausgezogen und erreichen bei Pachydrilus litoreus zum Theil eine Länge von 0,68 mm, bei Fridericia Ratzelii sogar von 0,71 mm, eine Länge, wie wir sie sonst nur bei Muskelzellen finden. — Außerordentlich zahlreich finden sich solche Drüsenzellbündel auch am Saugnapf von Branchiobdella, den ich bei der geringen Ausbildung der Muskulatur und der bedeutenden Entwicklung der Drüsenzellen eher als Haftscheibe bezeichnen möchte.

Es ist wunderbar zu sehen, wie die gleiche Art der Vermehrung der auf eine beschränkte Oberfläche abzusondernden Sekretmenge in den verschiedensten Variationen in dieser einen Thiergruppe immer wiederkehrt, wie dieser eine Grundzug die Drüsenbildung bei den Oligochaeten durchaus beherrscht.

4. O. Bütschli, Protozoen, neu bearbeitet in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I. Leipzig 1880.
5. P. Cerfontaine, Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. in: Arch. de Biologie (van Beneden). Bd. X. p. 327—428.
6. E. Claparède, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris Linné). Diese Zeitschr. Bd. XIX. p. 563—624.
7. A. Collin, Criodrilus lacuum, ein Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. p. 471—497.
8. G. H. Th. Eimer, Die Medusen, anatomisch und physiologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1878.
9. P. Fraisse, Über Spermatophoren beim Regenwurm. in: Arbeiten des Zoolog.-Zootom. Institutes in Würzburg. Bd. V.
10. G. Goehlich, Über die Genital- und Segmentalorgane von Lumbricus terrestris. Inaug.-Dissert. Breslau 1888.
11. E. Hering, Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Diese Zeitschr. Bd. VIII. p. 400—424.
12. R. Hesse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. p. 1—17.
13. N. Kulagin, Zur Anatomie u. Systematik der in Russland vorkommenden Familie Lumbricidae. Vorl. Mittheilung. in: Zool. Anz. Nr. 278 (XI. Jahrg. 1888).
14. M. v. Lenhossék, Urprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. p. 102—136.
15. Fr. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864.
16. Derselbe, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
17. N. Lieberkühn, Évolution des Grégarines. in: Mém. cour. et mém. des Sav. étrangers. Bruxelles 1865.
18. A. Lustig, Über die Nervenendigung in den glatten Muskelfasern. in: Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wiss. in Wien. Bd. LXXXIII. 1881.
19. A. v. Mojsisovics, Über den Bau der Lumbricidenhypodermis. in: Sitzungsber. der kais. Akademie der Wiss. in Wien. Bd. LXXVI. 1877.
20. W. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.
21. D. Nasse, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Dissert. Bonn 1882.
22. C. Neuland, Ein Beitrag zur Kenntnis der Histologie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. in: Verhandl. des Naturhistor. Ver. d. Rheinlande und Westfalens. 43. Jahrg. (5. Folge, 3. Jahrg.) 1886.
23. Quatrefages, Histoire Naturelle des Annelés Marins et d'Eau Douce. Bd. III. 1. Theil. Bearb. von L. Vaillant. Paris 1889.
24. G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. in: Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. Bd. III. p. 1—16. Berlin 1892.
25. E. Rohde, Die Muskulatur der Chaetopoden. in: Zoolog. Beiträge, herausgeg. von A. Schneider. Bd. I. p. 164—205.
26. Derselbe, Muskel und Nerv. I. Ascaris. Ebenda. Bd. III. p. 69 ff.
27. Derselbe, Muskel und Nerv. II. Mermis u. Amphioxus. Ebenda. Bd. III. p. 161 ff.
28. D. Rosa, Revisione dei Lumbricidi. in: Memorie della Reale Academia delle Scienze di Torino. Serie II. Tom. XLIII.
29. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. in: Arbeiten des Zoolog.-Zootom. Institutes in Würzburg. Bd. III. p. 115—404.

30. R. Timm, Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus und Nais. in: Arbeiten des Zoolog.-Zootom. Institutes in Würzburg. Bd. VI. p. 109—155.

31. H. Ude, Die Rückenporen der terricolen Oligochaeten etc. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. p. 87—142.

32. Fr. Vejdovský, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

33. W. Voigt, Über Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella. in: Arbeiten des Zoolog.-Zootom. Institutes in Würzburg. Bd. VII. p. 300—368.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

blg, Blutgefäß;
bstg, Bauchstrangganglion;
c, Cuticula;
ep, Epidermis;
g, Ganglion;
lm, Längsmuskulatur;
mt, muskulöser Theil der Muskelzelle;
n, Nerv;
p, Peritoneum;
pt, Plasmatheil der Muskelzelle;
rm, Ringmuskulatur;
rn, Ringnerv;
s, Septum;
sk, Wände der Samenkapsel;
so, Sinnesorgan.

Tafel XXIV.

Fig. 1 *a*—*d*. Querschnitte durch Ringmuskelzellen von Allolobophora chlorotica. Vergr. 300fach.

Fig. 2. Querschnitt durch eine Längsmuskelzelle von Lumbricus herculeus. Vergr. 545fach.

Fig. 3. Querschnitt durch die Längsmuskelschicht eines jungen Regenwurms, 1. Segment. Vergr. 300fach. *üm* Muskelzellen, die eine Übergangsrichtung einnehmen.

Fig. 4. Querschnitt durch die Längsmuskelschicht von Rhynchobolus siphonostoma. Vergr. 300fach.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Seitenlinie von Chaetogaster diaphanus, Hinterleib. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Querschnitt durch die Seitenlinie von Chaetogaster diaphanus, gleich hinter dem Schlundganglion. Vergr. 300fach. *tm*, Transversalmuskel.

Fig. 7 und 8. Längsschnitte durch die Seitenlinie von Tubifex rivulorum in verschiedenen Gegenden. Vergr. 300fach.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Seitenlinie von Limnodrilus Udekemianus. Vergr. 300fach.

Fig. 10. Transversalmuskel und Querschnitt durch die Seitenlinie von Limnodrilus Udekemianus. Vergr. 300fach. *tm*, Transversalmuskel; *mk*, Kern der Muskelzelle; *pk*, Kerne des Peritoneum.

Fig. 11. Transversalmuskel von Limnodrilus Udekemianus. Vergr. 545fach. Bezeichnung wie Fig. 10.

Fig. 12. Hautsinnesknospe von Lumbricus herculeus. Vergr. 365fach. *sz*, Sinneszelle; *stz*, Stützzelle, nach einem Hämatoxylinpräparat gezeichnet.

Fig. 13. Hautsinnesknospe von Lumbricus herculeus mit Nerv. Vergr. 300fach.

Fig. 14. Hautsinnesknospe von Allolobophora chlorotica. Vergr. 300fach. *sz*, Sinneszelle.

Fig. 15. Längsschnitt durch die Rückenwand eines Segments von Allolobophora chlorotica mit zwei Sinnesorganen vom vorderen und mittleren Sinnesgürtel. Vergr. 70fach.

Fig. 16. Querschnitt durch die Unterseite der Oberlippe von Lumbricus herculeus, oberster Rand der Epithelzellen. Vergr. 545fach. *sh*, Sinneshaare; *we*, Wimpern der Epithelzellen; zwischen den Haaren und Wimpern sitzen außen zahlreiche Schmutzpartikelchen.

Fig. 17. Querschnitt durch ein Ganglion der Oberlippe von Lumbricus herculeus. Vergr. 365fach. *bg*, Bindegewebe; *gzf*, Ganglienzellfortsatz; *x*, Gewebeumbildung im Inneren der Zelle, vgl. Text.

Fig. 18. Zusammenhängende Ganglien aus der Oberlippe des Regenwurms. Vergr. 300fach, Bezeichnungen wie in voriger Figur.

Fig. 19. Schematischer Querschnitt durch den mittleren Sinnesgürtel des 10. Segmentes von Lumbricus herculeus. Vergr. 20fach. *d*, Darm; *sk*, Samenkapsel; *ml*, Muskellücken des dorsalen Borstenpaares.

Fig. 20. Schema des Nervenverlaufes im Vorderende von Lumbricus herculeus. *ol*, Oberlippe; *osg*, Oberschlundganglion; *cm*, Kommissur; *db*, dorsales Borstenpaar; *vb*, ventrales Borstenpaar. *I, 1*; *I, 2*; *I, 3*; *II, 1* etc., vorderer (*1*), mittlerer (*2*) und hinterer (*3*) Ringnerv des I. bezw. II. bezw. III. Segmentes.

Fig. 21. Dorsoventraler Längsschnitt durch die Oberlippe von Lumbricus herculeus (Hämatoxylinpräparat), aus sechs auf einander folgenden Schnitten kombinirt (90 μ dick). Vergr. 45fach. *rzm*, Rückziehmuskeln der Oberlippe; *qm*, Muskeln, welche die Oberlippe quer durchsetzen.

Fig. 22. Querschnitt durch den vordersten Theil der Oberlippe von Lumbricus herculeus. Vergr. 45fach (Boraxkarminpräparat, wesshalb die Sinnesorgane weniger deutlich sichtbar sind).

Tafel XXV.

Fig. 23. Schematischer (dorsoventraler) Längsschnitt durch die Geschlechtssegmente von Lumbricus herculeus. IX—XV, 9.—15. Segment; *h*, Hoden; *ov*, Ovar; *sl*, Samentrichter; *et*, Eitrichter; *sb*, Samenblase (mit bindegewebigem Stroma, in welchem sich Lücken zur Aufnahme der Spermatogonien befinden); *eh*, Eihälter; *rs*, Receptaculum seminis; ♂ bezw. ♀, Mündung des Samen- bezw. Eileiters.

Fig. 24. Rudimentäre Geschlechtsdrüse aus dem zwölften Segment von Allolobophora chlorotica. Vergr. 200fach.

Fig. 25. Stück eines Schnittes durch eine Samenblase von Lumbricus herculeus vor der Füllung mit Samenmutterzellen. Vergr. 45fach. *l*, Lücken im bindegewebigen Stroma.

Fig. 26. Eingang in die Samenblase von Lumbricus herculeus. Vergr. 45fach. *sp*, Entwicklungsstufen von Spermatozoen.

Fig. 27 *a—c*. Kerntheilungsfiguren aus dem Hoden von Allurus tetraedrus. Vergr. 545fach.

Fig. 28. Längsschnitt durch die Samenkapsel eines noch nicht reifen Lumbricus herculeus. Vergr. 32fach. *h*, Hoden; *bsp*, bindegewebige Spitze der Hodendrüse mit zahlreichen Blutgefäßen; *st*, Samentrichter; *sl*, Samenleiter; *sk'*, Samenkapsel des 11. Segmentes, durch den etwas schrägen Schnitt auch in ihrem seitlichen Theile getroffen, so dass sie den Hoden auch von vorn zu umhüllen scheint.

Fig. 29*a*—*d*. Freigewordene Spermatogonien mit pseudopodienartigen Fortsätzen: *a*, Rand eines Haufens von Spermatogonien, wo die äußersten nach einer Seite hin ihre Fortsätze ausstrecken; *b*—*d*, einzelne Spermatogonien mit Fortsätzen nach mehreren Seiten. Vergr. 305fach.

Fig. 30. Eierstock von Lumbricus herculeus im Längsschnitt. Vergr. 305fach. *kz*, Zone der Keimzellen; *ktz*, Zone der Kerntheilungen; *ez*, Zone der Eizellen; *ed*, Dottermasse in der Eizelle; *pz*, Zellen des Peritonealüberzuges des Ovars.

Fig. 31. Eierstockei von Allurus tetraëdrus mit zwei Nucleolen. Vergr. 305fach. *pz*, Zellen des Peritonealüberzuges des Ovars.

Fig. 32. Querschnitt durch zwei Geschlechtsborstendrüsen von Lumbricus rubellus. Vergr. 200fach. *dt*, secernirende Theile der Drüsenzellen; *at*, ausführende Theile der Drüsenzellen; *dl*, Drüsenlumen; *bg*, Bindegewebe; *ep'*, drüsig veränderte Epidermis (Gürtelepidermis).

Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen.

Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo.

Von

Dr. **Otto Bürger,**
Privatdocenten an der Universität Göttingen.

Mit Tafel XXVI—XXVIII.

Einleitung.

Schon während ich mich mit der Entwicklungsgeschichte von Nephelis beschäftigte (Litt. Nr. 7), empfand ich den lebhaften Wunsch, auch diejenige von Hirudo oder Aulastomum zu studiren, weil diese Egel sich noch weit mehr vom Rhynchobdellidentypus entfernen als Nephelis und namentlich, was die Ausbildung eines Cöloms anbetrifft — die mich besonders interessirte — andere und wahrscheinlich noch weniger ursprüngliche Verhältnisse aufweisen. Außerdem weist Nephelis einen eigenartigen Bau der männlichen Geschlechtsorgane auf und lässt einen solch eigenthümlichen Entwicklungsgang derselben erkennen, dass ich ihn nicht als für die Hirudineen typisch ansehen mochte. Da sich bei Hirudo und Aulastomum die männlichen Geschlechtsorgane im Wesentlichen ähnlich wie bei den Rhynchobdelliden verhalten, durfte ich hoffen, bei ihnen dem allgemeinen Modus ihrer Anlage bei den Hirudineen auf die Spur zu kommen.

Mein Material sowohl von Aulastomum gulo als Hirudo medicinalis sind Geschenke. Von Aulastomum gulo erhielt ich eine Anzahl gut konservirter Embryonen von Herrn Dr. R. S. Bergh in Kopenhagen, von Hirudo medicinalis eine reiche Sendung frischer Kokons von Herrn J. Stölter, Besitzer einer großen Blutegelzuchtanstalt in Hildesheim.

Beiden Gebern erlaube ich mir nochmals meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Die Larven von Hirudo medicinalis wurden von mir mit mehreren bekannten Flüssigkeiten konservirt und nebst denen von Aulastomum gulo mit Karmin, oder häufiger mit Hämatoxylin durchgefärbt und mit

Eosin nachgefärbt. Sie sind zumeist in toto mikrotomirt worden, seltener ist der Keimstreifen erst vom Dotter abgelöst — ein sehr einfaches Verfahren —, da dann zugleich, außer bei den ganz jungen Larven, die inneren Häute des Keimstreifens mit hinweggezogen wurden, ich diese als Grenzen des Cöloms aber unter allen Umständen erhalten musste. Es empfiehlt sich indessen den Dotter aus den bereits eingebetteten Objekten nachträglich von der Rückenfläche her auszumeißeln und die entstandene Furche wieder mit Paraffin, in das ich einbettete, auszugießen.

Wie bei Nephelis, so kam es mir auch bei Hirudo vornehmlich darauf an zu erfahren, ob und wie sich ein Cölom entwickelt, und ob seine Entstehung etwa mit derjenigen der Blutgefäße irgend wie zusammenhängt. Eben so wie bei Nephelis verfolgte ich daneben die Entwicklung der Nephridien und Geschlechtsorgane, deren inniger genetischer Zusammenhang mit dem Cölom sich mir bei Nephelis erschlossen hatte.

Über die Entstehung des Cöloms, der Blutgefäße, Nephridien und Geschlechtsorgane war ich bei Nephelis im Wesentlichen zu folgenden Resultaten, deren Bekanntschaft mir für den Leser dieses Aufsatzes, da ich mich auf sie vielfach beziehen muss, erwünscht wäre, gekommen.

Die Anlagen des Cöloms sind sehr früh in beiden Hälften des Keimstreifens in segmentaler Anordnung auftretende Spalten, die man den Ursegmenthöhlen der Anneliden an die Seite setzen kann. Die Spalten dehnen sich zunächst nach der Medianebene des Keimstreifens zu aus, und es verschmelzen zuerst unter den Anlagen des Bauchmarkes, sodann später auch über ihnen die gegenüberliegenden mit einander. Indem ferner im Bereich des Bauchmarkes auch die hinter einander liegenden Spalten mit einander verschmelzen, wird dort eine einzige röhrenförmige Höhle erzeugt, in die das Bauchmark zu liegen kommt. Es ist der Bauchmarkssinus. Ihr hängen die seitlichen (urspünglichen) Abschnitte der Spalten, die von Anfang an mit einem Epithel ausgekleidet sind, das sich mit ihrem Wachsthum zugleich ausdehnte und so auch die Bauchmarkshöhle, ich nenne sie in Zukunft Bauchhöhle, aus- und das Bauchmark umkleidet, wie Taschen an. Denn zwischen ihnen werden die Scheidewände (Septen) nicht aufgelöst. Diese Taschen oder Seitenhöhlen, wie ich sie nannte, kommuniciren zeitlebens mit der Bauchhöhle, werden in der Folge sehr geräumig und zerlegen sich durch eine Einschnürung in zwei gleich große Höhlen, die sich auch niemals völlig von einander trennen. In die hintere stülpt sich der Nephridialtrichter hinein[1]. Es sind diese beiden Höhlen die sog. Ampullen.

Die Blutgefäße (die beiden Seitengefäße) gehen (wahrscheinlich) aus Resten der Furchungshöhle hervor. Sie differenziren sich zuerst im vorderen Abschnitt der Larve und pflanzen sich von vorn nach hinten kontinuirlich auch durch Spaltung fort. Ihre Entstehung hat mit derjenigen des Cöloms absolut nichts zu schaffen und erfolgt bedeutend später als seine Anlage.

Die Nephridien gehen aus zwei verschiedenen Anlagen hervor. Der Trichter und der Kanal wird von der Trichterzelle, d. i. eine durch ihren sehr großen Kern sich auszeichnende Zelle, von denen in jedem Segment zwei, je eine rechts und links in den tieferen Schichten des Keimstreifens entstehen, gebildet, indem diese zuerst nach hinten Zellreihen, die sich später in dem Kanal umbilden, hervorsprosst, und danach vorn den Trichter erzeugt. Den Ausführgang des Nephridiums nebst der Endblase erzeugt eine vom Körperepithel herkommende Einstülpung.

Auch beiderlei Geschlechtsorgane haben einen doppelten Ursprung.

Die Ovarien entstehen am splanchnischen Blatt der Seitenhöhlen in nächster Nähe der Bauchhöhle. Als ausführende Gänge kommt ihnen eine sich gabelnde Einstülpung vom Körperepithel her entgegen.

Die Hoden werden viel umständlicher gebildet. Ihre Anlagen sind geringfügige Verdickungen des somatischen Blattes der Seitenhöhlen. Dieselben verwachsen mit einander und bilden eine rechts und links den Körper durchsetzende Zellenleiste, welche sich in ein Zellenrohr umbildet. Diese treibt bläschenförmige Ausstülpungen. Das sind die Hodenbläschen. Die beiden Röhren, von denen sie ausgingen, werden in Gemeinschaft mit einer sich gabelnden Einstülpung des Körperepithels, die ihnen entgegenkommt und ihre Kommunikation mit der Außenwelt vermittelt, Vasa deferentia.

Entwicklung des Cöloms.

Sowohl bei Aulastomum gulo als auch bei Hirudo medicinalis macht sich im Bereich des Rumpfkeimes sehr frühzeitig ein System von Hohlräumen geltend, das mit den Anlagen des Cöloms der Anneliden sehr große Ähnlichkeit besitzt und mit denen von Nephelis im Wesentlichen übereinstimmt. Es besteht dasselbe nämlich anfänglich aus Spalten, welche in jeder Hälfte des Rumpfkeimes von einander gesondert, einander vis à vis und hinter einander auftreten, später aber theilweise mit einander verschmelzen, indem sich die gegenüberliegenden Spalten in der Mitte des Rumpfkeimes vereinigen und alsdann hier eine Röhre bilden, die das Bauchmark aufnimmt, und durch welche nun alle Spalten mit einander kommuniciren (Fig. 1—7).

---

[1] In dem von Graff (8, Taf. VII) gegebenen Bilde von einem Nephridium von Nephelis vulgaris befindet sich der Trichter in der vorderen Ampulle. Bei dem jungen aber schon länger aus dem Kokon geschlüpften Individuum von Nephelis vulgaris (die auch das Objekt meiner embryologischen Untersuchungen bildete) befinden sie sich aber ganz bestimmt, wie ich mich nochmals versicherte, in der hinteren der beiden Ampullen. Eine Erklärung dieser Differenz ist mir nicht möglich.

Es kommt also im Rumpfkeime bei den ins Auge gefassten Egeln wie bei Nephelis zur Entwicklung einer Bauchhöhle und einer Anzahl sich in diese öffnender Seitenhöhlen. Letztere sind segmental angeordnet, und zwar entstehen im Bereich eines jeden Segmentes zwei Seitenhöhlen, nämlich eine rechte und linke. Die Seitenhöhlen derselben Rumpfkeimstreifenhälfte sind von Anfang an durch starke Querwände von einander getrennt, die auch niemals zu Grunde gehen (Fig. 23).

Die Entstehung der Seitenhöhlen und im Anschluss an diese der Bauchhöhle habe ich am genauesten bei Aulastomum gulo, ihre weitere Entwicklung bei diesem und Hirudo medicinalis verfolgt, da mir von beiden Egeln wohl genügend ältere aber nur vom ersteren hinreichend jüngere Embryonen zur Verfügung standen.

Zu der Zeit, wo sich die Seitenhöhlen meinem Auge zuerst bemerkbar machten, traten die Anlagen der Bauchmarkganglien bereits deutlich hervor und die mittleren Partien einer jeden Hälfte des Rumpfkeimes bestehen aus fünf Zellschichten (Fig. 1). Von denselben stellt die äußere, wie ich Bergh völlig beistimme, die Anlage des Epithels, die folgende die der Ring-, und die alsdann kommende die der Längsmuskelschicht dar. Die beiden innersten Zellschichten aber werden zum Leibeshöhlenepithel, denn zwischen ihnen macht sich als ein sehr feiner Spalt die Seitenhöhle geltend (Fig. 1 *sh*).

Die beiden innersten Zellschichten heben sich von den übrigen meist dadurch deutlich ab, dass sich ihre Zellkörper etwas intensiver tingiren und in feine Fortsätze ausgezogen sind, welche sich mit einander verbinden. Sie machen dadurch schon äußerst frühzeitig den Eindruck von zelligen Membranen. Die innerste, d. i. die dem Entoderm anliegende Zellschicht der beiden, zeichnet sich ferner noch dadurch aus, dass an der inneren Fläche schon in dem von uns ins Auge gefassten Entwicklungsstadium des Embryo zahlreich theilweise sehr große meist kugelige Zellkörper hervorsprossen, die sich stets sehr stark tingiren und das innerste Zellblatt des Rumpfkeimes bedeutend verdicken, theilweise sich aber auch von ihm loslösen, sich zwischen jenes und Entoderm lagernd (Fig. 1 *btrz*). Die Spalten, die Anlagen der Seitenhöhlen, sind Anfangs äußerst fein. Sie haben sich noch nicht unter die Anlagen des Bauchmarkes fortgepflanzt, denn eine Verschmelzung der einander gegenüberliegenden Spalten trat bisher noch nicht ein. Die Vereinigung der gegenüberliegenden Spalten kommt zu Stande, indem sich dieselben sammt den sie begrenzenden Zellblättern nach der Mitte des Rumpfes zu unter das Bauchmark ausdehnen, in der Medianebene des Rumpfkeimes zusammenstoßen und verschmelzen. Eine Trennungsmembran, ein Mesenterium, ist zú keiner Zeit bemerkbar. Während dieser Zeit haben sich die Spalten bedeutend erweitert, sie stellen jetzt in der That kleine Höhlen vor (Fig. 2—4).

Merklich später, nämlich erst nachdem das Epithel eine geschlossene Schicht über den Anlagen des Bauchmarkes bildet, und sich in diesem die Nervenfasern (Punktsubstanz) sehr deutlich differenzirt haben, dehnen sich die Spalten auch unter den Anlagen des Bauchmarkes aus, indem sie dessgleichen von beiden Seiten her vordringen und schließlich auch in der Medianebene des Rumpfkeimstreifens mit einander verschmelzen. Hier bleibt indess, wenn auch nur für kurze Zeit, eine Zellwand, nach Art eines Mesenteriums bestehen, die den Verschmelzungsprocess ein wenig aufhält (Fig. 5 *).

Man wird bei dem Studium der Entwicklung der Bauchhöhle in Folge ihrer Abkunft von der Vorstellung beherrscht, dass dieselbe ursprünglich auch segmentirt sein müsse, die Septen aber im Gegensatz zu denen der Seitenhöhlen verschwinden. Ich habe dieselben weder bei Hirudo noch Aulastomum konstatiren können, folgere daraus aber nur, dass sie mit der Anlage der Bauchhöhle zugleich aufgelöst werden.

Die Bauchhöhle ist in ihrem gesammten Umfange von einem Zellblatte ausgekleidet, das die unmittelbare Fortsetzung desjenigen der Seitenhöhlen ist und sich wie dieses verhält. Ein eben solches Zellblatt umkleidet auch überall das Bauchmark (Fig. 8 *prt*).

Die Entstehung der Seitenhöhlen und der Bauchhöhle von Hirudo und Aulastomum stimmt mit der Entwicklung dieser Räume bei Nephelis so vollkommen überein, dass ich auf meine, die Entwicklung des Cöloms dieser Form betreffende ausführliche Beschreibung und Betrachtung verweisen darf (7, p. 704—712). Ein für das Studium bedeutungsvoller Unterschied in der Entwicklung der ins Auge gefassten Räume der heute vorgeführten Formen und Nephelis besteht darin, dass ihre frühesten Anlagen bei jenen eine viel geringere Ausdehnung besitzen als bei Nephelis, deren Embryonen so sehr viel kleiner als die von Hirudo und Aulastomum sind. Es wird uns diese Erscheinung erklärlich, wenn wir das fernere Schicksal, insbesondere der Seitenhöhlen von Hirudo und Aulastomum, verfolgen und mit denen dieser Höhlen von Nephelis vergleichen und zu dem Resultate kommen, dass sie bei jenen sehr bald fast völlig verschwinden, bei dieser aber ferner wachsen und zeitlebens als relativ große Räume erhalten bleiben.

Die geringe Ausdehnung der Seitenhöhlen bei Hirudo und Aulastomum machte es besonders schwer ihre Ausbreitung unter dem jungen Bauchmark klar zu verfolgen, und es erscheint mir nicht ausgeschlossen, dass unter den Bauchmarksanlagen selbständig je seitlich von der Medianebene des Rumpfkeimes ein Spalt auftritt, welcher alsbald mit den vordringenden Seitenhöhlen verschmilzt und die Bildung der Bauchhöhle beschleunigt (Fig. 5**).

Die Seitenhöhlen und die Bauchhöhle sind bei Hirudo und Aulastomum eben so wie bei Nephelis die einzigen Anlagen des Cöloms.

Die Zunahme des Cöloms an Umfang beschränkt sich im Wesentlichen auf die Seitenhöhlen. Diese dehnen sich mit dem Rumpfkeim zugleich rechts und links über den Dotter aus (Fig. 16), nunmehr ziemlich große Räume bildend, die nur durch schmale Septen von einander getrennt sind. In Folge der Entwicklung der Nephridien werden sie unvollständig in eine vordere und hintere Kammer zerlegt, da sich die Schleifen der Nephridien in die Seitenhöhlen so weit hineinwölben, dass sie ihr somatisches Blatt dicht bis an ihr splanchnisches drängen (Fig. 11 u. 15).

Im Anfang kommuniciren die Seitenhöhlen ziemlich in ihrer ganzen Länge mit der Bauchhöhle. Diese Kommunikation wird aber sehr bald verengt und schließlich auf einen zuerst weiten, dann engen Kanal beschränkt. Dieser Kanal wird um so enger und länger, je mehr sich das Bauchmark sammt der Bauchhöhle in der Folge von der Bauchwand abrückend emporhebt (Fig. 28 u. 31).

Ihre größte Ausdehnung haben die Seitenhöhlen bei Hirudo und Aulastomum sehr bald erreicht, nämlich noch ehe die bei diesen Formen viel früher als bei Nephelis entstehenden Hodenanlagen sich kennzeichnen. Der Rumpfkeim hat zu dieser Zeit den Dotter noch nicht zur Hälfte umwachsen und die Seitenhöhlen sind noch nicht so weit als jener vorgeschritten (Fig. 16 u. 24). Sie stellen also zur Zeit ihrer bedeutendsten Entwicklung Taschen vor, welche dem Dotter anliegen und sich eben anschicken ihn zu umfassen. Die Taschen kommuniciren durch enge Kanäle mit der Bauchhöhle, die nicht geräumiger geworden ist, als nöthig, um das Bauchmark bequem bergen zu können.

Das die Bauch- und die Seitenhöhle auskleidende Epithel, das Peritoneum, hat sich inzwischen zu einer zarten Haut umgewandelt, in welcher die ihr eigenen Zellen höckerartig in die Cölomhöhlen hinein vorspringende Erhebungen erzeugen. Die Zellen sind mit der Ausdehnung des Cöloms weiter aus einander gerückt. Das splanchnische Blatt sowohl der Seitenhöhlen als auch der Bauchhöhle liegt Anfangs dem Dotter (Entoderm) dicht an und lässt stets zwei Schichten erkennen, von denen die innere (dem Entoderm zunächst liegende), wie ich bereits darlegte, das Produkt der äußeren ist (Fig. 8, 10 u. 11).

Die Rückbildung des Cöloms, welche viel schneller vor sich geht als seine Ausbildung, beginnt etwa mit dem Auftreten der Hodenanlagen. Sie ergreift nur die Seitenhöhlen und ist, wenngleich eine viel energischere als bei Nephelis, doch weder bei Hirudo noch Aulastomum eine vollständige.

Die Rückbildung erfolgt durch verschiedene Vorgänge, die neben einander herlaufen. Erstens werden die Seitenhöhlen vor Allem dadurch zusammengedrängt, dass sich zwischen ihnen und dem Entoderm eine starke Schicht von Körpergewebe entwickelt, die zweifelsohne von dem inneren mehrfach erwähnten Zellblatte der Splanchnopleura abstammt (Fig. 24, 25 u. 26). Zweitens werden sie durch Zellen, die in ihrem Aussehen mit denen des Botryoidalgewebes übereinstimmen und sich massenhaft außen an die Wand der Seitenhöhlen lagern, verstopft, indem diese Zellen sich in die Seitenhöhlen vordrängen und so ihre Wandungen zusammenpressen. Ferner findet, wenn auch in geringem Grade, eine Entwicklung von Zellen, die dessgleichen sich wie die botryoidalen verhalten, in den Seitenhöhlen statt und trägt zu ihrer Verstopfung bei.

Diese Processe lassen von den Seitenhöhlen nur enge Kanäle übrig, sie beeinflussen aber nicht die der Bauchhöhle zugekehrten Abschnitte der Seitenhöhlen und die Verbindungskanäle zwischen diesen und der Bauchhöhle. Letztere bleiben zeitlebens als dieselben feinen Kanäle erhalten, auf die sie schon vor der Rückbildung der Seitenhöhlen reducirt wurden, erstere aber werden in Zukunft noch mit den sich in ihnen entwickelnden Hodenbläschen und Hodenlappen der Nephridien ausgedehnt (Fig. 36).

Leider ist es mir nicht gelungen etwas über die Entstehung des sog. Rückengefäßes von Hirudo medicinalis, das Bourne mitsammt der Bauchhöhle als »Sinus« bezeichnet, zu erfahren, da ich es auch an den ältesten der von mir untersuchten jungen Egel nicht auffinden konnte. Es muss natürlich in Folge der späten Ausbreitung des Keimstreifens am dorsalen Umfang der Larve sehr spät entstehen, und es erscheint mir von vorn herein seine Bildung durch Botryoidalgewebe am wahrscheinlichsten.

Die Blutgefäße.

Die beiden seitlichen Gefäßstämme von Aulastomum und Hirudo entstehen wie bei Nephelis vollkommen unabhängig vom Cölom. Sie treten wie dort erst nach den Anlagen des Cöloms auf, und zwar als je ein Längsspalt rechts und links im Keimstreifen mitten im Gewebe desselben, dem somatischen Blatte der Seitenhöhle genähert (Fig. 6). Sie machen sich zuerst im vorderen Abschnitt des Keimstreifens geltend (Fig. 10 u. 11, vgl. auch Fig. 8 u. 9, Querschnittsbilder aus dem hinteren Abschnitt desselben Keimstreifen, wo die Blutgefäße noch fehlen) und pflanzen sich von dort allmählich nach hinten in seiner ganzen Länge fort. Einen Beleg dafür, dass sich in den die beiden Blutgefäße anlegenden Spalten Reste der Furchungshöhle erhalten, wie mir das für Nephelis wahrscheinlich erschien, erhielt ich weder bei Aulastomum noch Hirudo. Sie schienen mir hier vielmehr in ihrer Anlage neu zu sein.

Das Botryoidalgewebe.

Das »botryoidal tissue« stammt von Zellen ab, welche vom Keimstreifen gebildet werden. Der Ort, an dem sie zuerst sich bemerkbar machen, ist das splanchnische Blatt der Seitenhöhlen. An seiner äußeren Fläche treten, nachdem erst eben die Seitenhöhlen als Spalten angelegt sind, kugelige sich lebhaft tingirende Zellen mit kleinem kugeligen Kern und scharf hervortretendem Kernkörperchen auf, welche sich von ihm loslösen, sich an das Entoderm legen und zum Theil in dasselbe vordringen (Fig. 1 u. 4). Diese Zellen vermehren sich durch Theilung sehr stark, und bilden bald viele Zellenhaufen, welche scheinbar zum Entoderm gehören, in Wirklichkeit aber nur sich in dasselbe hineingedrängt haben (Fig. 16).

Erst später erscheinen sie im Keimstreifen. Hier sehen wir sie zwischen der in der Entstehung begriffenen Muskulatur und dem somatischen Blatte der Seitenhöhlen am reichlichsten auftreten (Fig. 32). Es sind eben solche kugelige Zellen wie an der Splanchnopleura. Sie treten aller Wahrscheinlichkeit nach einzeln auf, wenigstens sieht man sie eine gewisse Zeit nach ihrer Entstehung einzeln oder in nur kleinen Häufchen liegen. Auch nehmen sie in geringer Anzahl ihren Ursprung, denn die kolossale Anzahl, in welcher sie bald im Keimstreifen vorhanden sind, verdanken sie ihrer eigenen fortgesetzten Vermehrungsthätigkeit. Sie vermehren sich durch Theilung, welcher die indirekte Kerntheilung vorausgeht.

Die etwas älteren Zellen, von welchen die Entstehung des

»botryoidal tissue« ausgeht, besitzen stets ein feinkörniges, gleichartiges Protoplasma und einen kleinen kugeligen Kern von oft demselben Tinktionsvermögen wie das Zellplasma mit einem einzigen großen, sich sehr intensiv färbenden und darum sehr auffallenden Kernkörperchen.

Ein dritter Ort des Keimstreifens, wo Zellen des Botryoidalgewebes, wenngleich in sehr geringer Menge gebildet werden, sind die Seiten- und die Bauchhöhle. Sie entstehen hier am Peritoneum, und zwar sowohl an der Innenfläche des somatischen als splanchnischen Blattes (Fig. 27 u. 29). In der Bauchhöhle findet man sie nur ganz vereinzelt. Auch in den Seitenhöhlen sind sie sparsam und weder in jener noch in dieser haben sie sich während der Periode der Entwicklung der Egel, die ich verfolgte, weiter ausgebreitet.

Das nunmehr zur Ausbildung kommende Botryoidalgewebe präsentirt sich uns 1) als Kapseln, welche die Seitenhöhlen und die beiden Blutgefäße umhüllen, 2) als besondere Gefäße (die ihren Ursprung nur dem »botryoidal tissue« verdanken), 3) stammen von den nämlichen Zellen, welche jene Bildungen liefern, die Unterhautdrüsenzellen ab.

Die Bildung der Kapseln um die Seitenhöhlen wird dadurch eingeleitet, dass sich die noch einzelnen botryoidalen Zellen überall dem Peritoneum der Seitenhöhlen außen anlagern (Fig. 25, 26 u. 28). Darauf verändern sie ihre Form und ihr Aussehen, indem ihre dem Peritoneum angepresste Fläche sich abplattet und der Zellinhalt hier viel lockerer und weniger tingirbar wird als am entgegengesetzten, dem Peritoneum abgekehrten Zellpole. Ja, in diesem verdichtet er sich sogar und nimmt an Tinktionsfähigkeit zu; außerdem zieht sich der Kern an diesen Pol zurück, kommt also völlig excentrisch zu liegen. Die Zellen platten sich in Zukunft noch mehr ab. Man hält sie später leicht für die des Peritoneums.

Die Bildung der Kapseln um die beiden Blutgefäße vollzieht sich ähnlich wie die um die Seitenhöhlen. Indessen platten sich die die Blutgefäße umgebenden Zellen viel stärker ab und sind in Folge dessen später schwerer erkennbar.

Botryoidalgefäße, d. h. solche Gefäße, welche in ihrer Entstehung weder mit den beiden Seitengefäßen (den wahren Blutgefäßen) noch mit dem Cölom (den Seitenhöhlen und der Bauchhöhle) etwas zu thun haben und keiner dieser Bildungen homolog sind, werden sowohl bei Hirudo als Aulastomum zweifellos ausgebildet.

Sie gehen in derselben Weise, wie ich das bei Nephelislarven und Bourne auch noch bei erwachsenen Egeln beobachtete, aus Verbänden der Botryoidalzellen hervor (Fig. 33 u. 34). Die an den Larven auffallendsten Botryoidalgefäße verlaufen ringförmig (unter der Bauch- und den Seitenhöhlen außerhalb der beiden Blutgefäße) nahe der Peripherie des Körpers. Wir verfolgen sie von der einen Seite des Körpers zur anderen. Bedeutendere längsverlaufende Botryoidalgefäße habe ich nicht beobachtet.

Die Entstehung der Unterhautdrüsenzellen. Die unter dem Körperepithel gelegenen Drüsenzellen entstehen aus hier gelagerten Botryoidalzellen, welche dem übrigen Anfangs durchaus gleichen, später aber beträchtlich größer als jene werden und eine birnförmige Gestalt annehmen (Fig. 32). Ihr verjüngtes Ende ist nach dem Körperepithel hin gerichtet. Alsbald verändert sich ihr Inhalt in ähnlicher Weise wie bei den die Seitenhöhlen umkapselnden Botryoidalzellen: das Plasma des verjüngten Abschnittes wird lockerer, das des entgegengesetzten verdichtet sich. In letzteres zieht sich der Kern zurück. Schließlich erfüllt den verjüngten Abschnitt eine nicht färbbare Substanz, in der nur wenige Körnchen sich bemerken lassen, so dass der Eindruck entsteht, als ob in der Zelle sich hier ein Hohlraum entwickelt habe. Bei älteren Embryonen finden wir anstatt jener Substanz eine mit Karmin stark tingirbare matt glänzende Masse vor. Zugleich hat sich der verjüngte Abschnitt der Zelle noch mehr zugespitzt und nach außen verlängert. Er drängt sich dann auch in das Körperepithel hinein, dem färbbaren Inhalt der Zelle, in welchem wir unschwer ein Sekret erkennen, einen Gang nach außen schaffend. Es ist eine der Unterhautdrüsen, an denen Hirudo und Aulastomum reich sind, entstanden.

Die Nephridien.

Die Nephridien entstehen bei Aulastomum und Hirudo wie bei Nephelis aus einer zweifachen Anlage, indem ihr Ausführgang und ihre Endblase einen anderen Ursprung als ihr Schleifentheil und Hodenlappen (Infundibulum) besitzen.

Den Schleifentheil und den Hodenlappen jedes Nephridium erzeugt eine einzige Zelle, die ich wie bei Nephelis, dem von Bergh bei Criodrilus und Lumbricus gegebenen Beispiele folgend, als Trichterzelle bezeichnen will, eine Benennung, die wenigstens bei Hirudo nach den neuesten Untersuchungen R. Leuckart's, wohl in jeder Hinsicht zutrifft.

Die Trichterzelle fällt wie bei Nephelis auch im Keimstreifen von Hirudo und Aulastomum durch ihren kolossalen Kern auf (Fig. 20—22). Derselbe misst etwa 9 μ im Durchmesser, während die übrigen Zellen des Keimstreifens im Durchschnitt nur Kerne von 3—4 μ Durchmesser haben. Ferner kennzeichnet den Kern der Trichterzelle ein einziges sehr großes Kernkörperchen und eine geringe Tinktionsfähigkeit. Die Trichterzelle macht sich im Keimstreifen außerordentlich frühzeitig, jedenfalls noch vor Entstehung der das Cölom anlegenden Spalten geltend (Fig. 22). Sie nimmt etwa die Mitte des Keimstreifens ein, da sie zwischen den die Ring- und Längsmuskulatur der Körperwand erzeugenden Zellschichten und den die Cölomanlagen begrenzenden, die schon vorhanden sind, liegt. Ich bin mit Bergh der Ansicht, dass die Trichterzellen erst in der Tiefe des mehrschichtig gewordenen Keimstreifens entstehen und nicht sich unmittelbar aus einer der von den Urzellen erzeugten Zellreihen herleiten. Später überzeugen wir uns, dass die Trichterzellen an der hinteren Grenze der jungen Seitenhöhlen in der Nähe der Mittelhöhle liegen (Fig. 23).

Die Trichterzelle erzeugt zuerst den Schleifenantheil, danach den Hodenlappen des Nephridium (Fig. 20, 21 u. 23). Der Schleifenantheil wird gebildet, indem die Trichterzelle fortwährend kleinere Zellen hervorsprosst, die sich ihr hinten anlegen und einen Zellenwulst, der sich alsbald in einen dicken Zellenstrang nach hinten auszieht, erzeugen. Der Zellenstrang wächst durch das hinter der Trichterzelle befindliche Septum hindurch, und an der nach hinten folgenden Seitenhöhle entlang und drängt sich später so tief in dieselbe hinein, dass er sie in eine vordere und hintere Kammer zerlegt. Bereits (vgl. Fig. 23 u. 15) der Zellenstrang bildet die für den Schleifenantheil charakteristische Schlinge.

Der bisher solide Zellenstrang, welcher nicht etwa aus nur einer Zellenreihe, sondern aus mehreren, indess unregelmäßig angeordneten besteht, höhlt sich in der Mitte in seiner ganzen Länge aus und wird somit zu einem Rohr, dessen Wandung eine kontinuirliche Zellenschicht herstellt. Das Querschnittsbild des Rohres stellt einen Kranz von Zellen dar.

Während der Anlage des Schleifenantheiles vom Nephridium hat sich die Trichterzelle trotz der enormen Thätigkeit, die sie in der Erzeugung derselben entfaltete, nicht verändert, und wir sehen sie selbst noch zu einer Zeit in ihrem ursprünglichen Aussehen, wo bereits der Ausführgang mit der Endblase des Nephridium erscheint (Fig. 23). Nunmehr aber beginnt sie eine neue Thätigkeit, sie bildet nämlich eine Verdickung, welche an der hinteren Grenze der Seitenhöhle, dem Sitz der Trichterzelle, liegen bleibt. Sie ist die Anlage des Hodenlappens. Nachdem diese erschienen ist, ist die charakteristische Trichterzelle verschwunden; sie ist in die Bildung des Hodenlappens aufgegangen. Obwohl der Hodenlappen von den verschiedenen Theilen des Nephridium am letzten sich anlegt, gehört seine Anlage doch zu den frühzeitigen in der Hirudo- und Aulastomumlarve; sie tritt bedeutend vor derjenigen der Hoden auf.

Die Anlage der Hodenlappen erblicken wir, scheinbar innerhalb der Seitenhöhle gelegen, dort, wo sie sich in den Kanal verjüngt, der sie mit der Bauchhöhle verbindet (Fig. 24). Sie scheint der Splanchnopleura der Seitenhöhle aufgewachsen zu sein (Fig. 30 u. 31). In Wahrheit liegt die Anlage der Hodenlappen indessen außerhalb der Seitenhöhle und ist nur in sie hinein vorgestülpt, wird aber überall von dem mit vorgestülpten splanchnischen Blatte jener bekleidet (Fig. 25, 28 u. 29). Die Anlage des Hodenlappens ragt so weit in die Seitenhöhle vor, dass sie diese, die an der gekennzeichneten Stelle ohnehin eng ist, Anfangs fast verstopft.

Die Anlage des Hodenlappens ist Anfangs ein kugeliger, später ein länglicher elliptischer oder spindelförmiger Ballen, der aus vielen kleinen Zellen mit kleinen Kernen besteht, die sich beide sehr stark färben. Anfangs hat er glatte Kontouren, später werden dieselben höckerig. Es steht diese Anlage von Anfang an mit dem Schleifentheil mittels eines dünneren Zellenstranges, als die Anlage der Schleife bildet, in Verbindung. Derselbe ist selbstverständlich auch ein Produkt der Trichterzelle und mit der Anlage des Hodenlappens zugleich entwickelt worden (Fig. 37, 38 u. 42). Die Anlage des Hodenlappens ist ferner Anfangs solide, später höhlt sich dieselbe bei Hirudo in ihrer ganzen Länge aus, und es kommt so zur Bildung eines Lumens in ihm, das mittels des dünnen Zellenstranges, der inzwischen zu einem Kanal geworden ist, mit dem Schleifenantheil des Nephridium kommunicirt. Schließlich konnte ich mich noch bei jungen Blutegeln, welche etwa seit 8—10 Tagen den Kokon verlassen hatten, davon überzeugen, dass sich der Hodenlappen zu einem solchen Gebilde entwickelt hatte, wie es R. Leuckart (9 u. 10) neuerdings ausführlich bei erwachsenen Blutegeln beschrieben hat, und das er als Trichter (Infundibulum) bezeichnet (Fig. 34 u. 35). Die späteren Schicksale der Hodenlappen von Aulastomum gulo habe ich nicht verfolgen können, da mir das hierzu nöthige ältere Material fehlte; ihre Anlagen verhalten sich in jedem Punkte wie die der Hodenlappen von Hirudo medicinalis.

Es ist bekannt, dass die Hodenlappen beim erwachsenen Hirudo medicinalis auch den beiden letzten Nephridienpaaren nicht fehlen, obgleich dort Hoden nicht vorhanden sind. Man möchte geneigt sein diese Erscheinung damit zu erklären, dass sich dort, wenn auch nicht im ausgewachsenen Thiere entwickelte Hoden, so doch in der Larve Hodenanlagen vorfinden. Man wird dann aber, sobald man die Entwicklung von Hodenlappen von derjenigen der Hoden abhängig sein lässt, auch für die vorderen sechs Nephridienpaare die frühere Existenz eben so vieler Paare von Hodenbläschen voraussetzen müssen, die freilich sehr viel weiter zurückliegt als die der zu den beiden letzten Paaren der Hodenlappen gehörenden Hodenbläschen, da sich von jenen nicht einmal mehr die Anlagen nachweisen lassen. Denn auch die vorderen sechs Nephridienpaare entwickeln Hodenlappen. Ihre Anlagen entstehen alle auf eben dieselbe Weise wie die derjenigen, welche mit Hodenbläschen in Verbindung stehen. Sie sind aber viel kleiner als jene. Am unbedeutendsten sind die Anlagen der Hodenlappen der beiden vordersten Nephridienpaare (Fig. 39 u. 40). Der sie mit dem Schleifenantheil des Nephridium verbindende Strang ist bis aufs äußerste verkürzt. Die Anschwellung, welche die Anlage des Hodenlappens repräsentirt, ist eine kaum bemerkbare. Viel deutlicher sind die des dritten, vierten, fünften und sechsten Nephridienpaares geworden: Der Verbindungsstrang hat sich verlängert, die Anschwellung stellt einen kleinen Knopf wie bei Paar 3 und 5 oder eine Keule wie bei 4 und 6 dar (Fig. 41—44).

Von diesen zu keiner Zeit mit Hodenanlagen in Verbindung stehenden Anlagen der Hodenlappen bestehen auch die Anschwellungen der hinteren Paare (4—6) nur erst aus wenigen Zellen, wenn die mit den Hodenbläschen verknüpften Hodenlappenanlagen sich bereits zu mächtigen, vielzelligen Ballen entwickelt haben. Dabei ist zu beachten, dass die Entwicklung aller Theile der Nephridien von vorn nach hinten vorschreitet.

Die weitere Entwicklung der Hodenlappenanlagen ohne Hoden habe ich nicht verfolgt.

Die Anlage des Ausführkanales und der Endblase der Nephridien macht sich schon vor der Entwicklung der Hodenlappen, also noch während die Trichterzelle vorhanden ist, geltend (Fig. 23). Sie ist, wie bei Nephelis, eine Einstülpung des Epithels der Bauchseite des Embryo.

Die Geschlechtsorgane.

1) Die Ovarien.

Die Anlagen der Ovarien verhalten sich wie bei Nephelis. Sie entstehen als Verdickungen des splanchnischen Blattes der Seitenhöhlen in nächster Nähe der Bauchhöhle (Fig. 12). Zuerst eine Zellenplatte darstellend wachsen sie rasch zu umfangreichen, etwa ovalen vielschichtigen soliden Zellenballen heran. Schon frühzeitig macht sich ein Unterschied zwischen der peripheren Zellenschicht dieses Zellenballens und seinem Kerne geltend (Fig. 13). Die Zellen jener nämlich fügen sich, wie um eine Haut zu bilden, an einander, sie werden plattenartig und ihre Kerne elliptisch oder spindelig. Darauf tritt ein Spalt zwischen der peripheren Zellenschicht und der centralen Zellenmasse ein und wir sehen nunmehr eine Kapsel vor uns, die eine Höhle umschließt, welche einen dicken Zellenballen enthält (Fig. 14). Der Zellenballen ist das junge Keimlager der weiblichen Geschlechtsprodukte, die Höhle die des Ovariums, die Kapsel die die Ovarienhöhle begrenzende und sie zeitlebens von den Seitenhöhlen abschließende Haut. Die Anlage der Ovarien eilt derjenigen der Hoden beträchtlich voraus.

Auch die weibliche Geschlechtsöffnung, sowie die Ausführungsgänge der Ovarien werden wie bei Nephelis durch eine unpaare, sich aber gabelnde Einstülpung des Körperepithels gebildet. Die Einstülpung tritt dort auf, wo sich beim erwachsenen Thier die weibliche Geschlechtsöffnung befindet[1].

2) Die Hoden.

Die Anlagen der Hoden machen sich erst geltend, nachdem der Infundibularapparat der Nephridien bereits in Gestalt eines dicken Zellkolben vorhanden ist. Sie treten als Verdickungen des somatischen Blattes der Seitenhöhlen dort auf, wo dieselben in den Kanal, der sie mit der Bauchhöhle verbindet, übergehen (Fig 27, 28 u. 33). Sie entstehen also in unmittelbarster Nachbarschaft des Infundibulum. Die Verdickung, welche die Anlage eines Hoden ist, stellt zuerst eine kleine Zellenplatte dar, in welcher die Zellgrenzen undeutlich, aber deutlich ziemlich große kugelige Kerne mit auffallendem Kernkörperchen hervortreten (Fig. 26). Die Zellenplatte färbt sich intensiver als das angrenzende Gewebe, indess weniger als das junge Infundibulum. Aus der Zellenplatte bildet sich schnell durch Vermehrung ihrer Zellen ein ansehnlicher mehrschichtiger solider Zellenballen. Dieser wird zum Hodenbläschen, indem er sich aushöhlt (Fig. 29). Dabei werden die peripheren Zellen des Ballens zum Epithel des Hodenbläschens, die centralen frei, so dass sie in dem Bläschen flottiren. In den freien Zellen haben wir vielleicht schon Samenmutterzellen vor uns (Fig. 34—36). Es war mir nicht möglich ihr Schicksal zu verfolgen, da sie sich auch in den ältesten von mir aus den Kokons aufgezogenen jungen Blutegeln nicht verändert hatten. Während das Epithel des Hodenbläschens anfänglich aus kubischen Zellen mit kugeligen Kernen besteht, wird es später ein sehr niedriges Plattenepithel mit spindelförmigen Kernen von überall der gleichen Beschaffenheit.

---

[1] Die von mir bei Nephelis gegebene Darstellung von der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates muss ich dahin korrigiren, dass auch dort die Ovarienhöhlen innerhalb der Ovarienanlagen gebildet werden, und diesen die epithelialen, die Ausführgänge bildenden Einstülpungen des Körperepithels entgegenkommen. Es herrscht also im gesammten Entwicklungsgange der Ovarien von Nephelis Übereinstimmung mit Hirudo und Aulastomum.

Die männliche Geschlechtsöffnung, der Begattungsapparat und die vorderen Abschnitte der Vasa deferentia entstehen zusammen aus einer unpaaren sich gabelnden Einstülpung des Körperepithels, die an dem Orte der männlichen Geschlechtsöffnung auftritt (Fig. 18 u. 19). Die beiden Einstülpungen, welche der unpaaren Einstülpung entspringen, sind Anfangs vorn dickere, nach hinten zu aber bedeutend dünner werdende Röhren mit äußerst engem Lumen, aber einer relativ dicken Wandung. Diese besteht aus sich intensiv färbenden sehr kleinen Zellen mit spindelig-elliptischen Kernen. Die Röhren biegen sich sofort nach ihrem Ursprung stark seitlich um und verlaufen alsdann an dem somatischen Blatte der Seitenhöhlen entlang an der Bauchseite des Körpers etwa in der Mitte zwischen den Blutgefäßen und der Bauchhöhle gerade nach hinten (Fig. 30 vgl. auch Fig. 43). Man verfolgt sie auch durch die Septen hindurch und sie setzen sich jedenfalls bis in die Gegend des ersten Hodenbläschenpaares fort (Fig. 17).

Der hintere, die Hodenbläschen mit einander verbindende Abschnitt der Vasa deferentia wird von den jungen Hoden selbst gebildet. Das geschieht auf folgende Weise. Die soliden Anlagen der Hodenbläschen wachsen sofort nach ihrem Ursprung in je eine schmale Zellenleiste aus, welche sich, an der Somatopleura der Seitenhöhlen entlang laufend, zuerst seitwärts wendet — die Anlage je eines Vas efferens bildend — (Fig. 27 *vef*), nachdem sie sich aber bis in die Gegend der Endblasen der Nephridien verlängert hat, nach hinten umbiegt und in der Richtung der Verlängerung der vorderen, von außen angelegten Abschnitts der Vasa deferentia weiter wächst. Indem nun die von der ersten vordersten Hodenanlage auswachsende Leiste sich nach rückwärts verlängert und die der zweiten in gleicher Weise angelegte und wachsende trifft, und dieser Process sich von Hoden zu Hoden fortsetzt, werden alle Hodenanlagen einer Seite mit einander durch eine Zellenleiste, die sich inzwischen bereits in ein Zellenrohr umgebildet hat, verbunden, und es ist so der hintere Abschnitt der Vasa deferentia geschaffen (Fig. 37).

Indem der vordere Abschnitt der Vasa deferentia den hinteren in eben derselben Weise trifft, wie die von dem Hoden angelegten

Abschnitte auf einander treffen, werden den Hodenbläschen für ihren Inhalt Wege nach außen geschaffen.

Die segmentale Anlage des hinteren Abschnittes der Vasa deferentia lässt sich auch aus dem Bilde, das sie im fertigen Zustande bei älteren Larven gewähren, schließen (Fig. 38). Es werden bei Hirudo medicinalis 11 Hodenpaare angelegt, von denen aber die Anlage des 11. (hintersten) Paares im Vergleich mit den anderen sehr klein und undeutlich ist und ihr Schicksal nicht ausgebildet zu werden frühzeitig verräth. Auch die Anlage des 10. Hodenpaares steht in ihrer Entwicklung sichtbar hinter den übrigen zurück. Auch sie wächst bekanntlich in der Regel nicht zu fruktificirenden Hodenbläschen heran.

Schluss.

Am Ende der vorliegenden Untersuchung ist noch einmal die wesentliche Übereinstimmung (auf die schon an den verschiedensten Orten hingewiesen wurde) zu betonen, welche in der Entwicklung des Cöloms, der Blutgefäße, des Botryoidalgewebes, der Nephridien und der Geschlechtsorgane zwischen Nephelis, Hirudo und Aulastomum herrscht.

Mit Sicherheit ließ sich die völlig gesonderte und eigene Anlage eines Blutgefäßsystems von einem Cölom nachweisen, und es ergab sich, dass die Anlage des letzteren im Rumpfkeim der ins Auge gefassten Hirudineen in derselben Weise vor sich geht wie im Mesodermstreifen der Anneliden.

Zu diesen beiden Systemen von Hohlräumen kommt ein drittes in Gestalt der Botryoidalgefäße, deren Ursprung aber, wie innig seine Beziehung zum Blutgefäßsystem und Cölom später werden mögen, nichts mit dem einen oder anderen zu schaffen hat.

Ein durchaus gleiches Verhalten zeigen die Nephridien in ihrer Entstehung bei den drei untersuchten Egelgattungen. Wir lernen aus ihrem Entwicklungsgange, was von besonderem Interesse ist, kennen, dass die Nephridientrichter von Nephelis dem Hodenlappen der Nephridien von Hirudo und Aulastomum (die wir nach R. Leuckart's neuen Untersuchungen am erwachsenen Thier, wenigstens sicher bei Hirudo, berechtigt sind auch als Trichter zu bezeichnen), nicht allein einander homolog sind, sondern auch bis zu einem gewissen Grade als denen der Anneliden (z. B. Criodrilus, Lumbricus) homolog bezeichnet werden dürfen, da sie ihren Ursprung in jedem Falle aus einer einzigen gleich gelagerten und charakterisirten Zelle nehmen. Dasselbe gilt von den Schleifentheilen und auch den Ausführgängen und, so weit solche vorhanden, den Endblasen.

Während die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eine völlige Übereinstimmung zeigt, liegen bedeutendere Differenzen in der Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates von Nephelis einerseits und Hirudo und Aulastomum andererseits vor. Aber auch in diesem Falle herrscht in so fern eine wichtige Übereinstimmung, als die Hodenbläschen und die die Hodenbläschen verbindenden Abschnitte der Vasa deferentia (die beiden Sammelgänge) vom Peritonealepithel (und zwar vom somatischen Blatte der Seitenhöhlen) abstammen, im Gegensatz zu den vorderen Abschnitten der Vasa deferentia, dem Begattungsapparat und der Geschlechtsöffnung, welche als Einstülpungen des Körperepithels sich anlegten. Es theilen also die untersuchten Hirudineen die peritoneale Entstehung ihrer die Geschlechtsprodukte erzeugenden Drüsen mit den Anneliden überhaupt und schließen sich nach der Art der Anlage der Ausführgänge, die eine selbständige ist, und nichts mit den Nephridien zu thun hat, den Oligochäten an.

Den Vergleich auf die übrigen Hirudineen, insbesondere die Rhynchobdelliden, auszudehnen ist darum nur in engen Grenzen möglich, weil wir von ihrer Organogenie wenig wissen.

Aus Whitman's Studien der Keimschichten bei Clepsine geht hervor, dass sich die ersten Anlagen des Cöloms wie bei Nephelis, Hirudo und Aulastomum verhalten und die Geschlechtsorgane, deren Anlagen bei Clepsine viel früher als bei den von uns betrachteten Kieferegeln hervortreten, zweifelsohne mit dem Peritoneum zusammenhängen. Betreffs der Entstehung der Nephridien kann ich Whitman's Darstellung natürlich keinen Glauben schenken, nachdem ich die Bergh'schen kurzen Angaben über ihre Genese dreimal bestätigt fand, und die zu vermuthende hohe Übereinstimmung der Entwicklung dieser Organe mit denen der Anneliden (wie sie uns z. B. Bergh und Vejdovský lehren) sich als vorhanden erwies.

Was die Ausführungen Bourne's über das Cölom, die Gefäße und das Botryoidalgewebe der Hirudineen angeht, so darf ich auf meine Arbeit über die Entwicklung von Nephelis verweisen, weil ich sie in dieser ausführlich dargelegt und besprochen habe.

Göttingen, im Juni 1894.

Litteratur.

1) R. S. Bergh, Die Metamorphose von Aulastoma gulo. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. VII. 1885.
2) —— Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
3) —— Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei Criodrilus. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. VIII. 1888.
4) —— Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel. Zool. Anz. 1890.
5) —— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. II. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. L, 1890 u. Bd. LII, 1891.
6) A. G. Bourne, Contributions to the Anatomie of the Hirudinea. Quart. Journ. micr. Sc. Bd. XXIV. N. S. 1884.
7) O. Bürger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis. Zool. Jahrbücher. Abthlg. für Anat. und Ontog. der Thiere. Bd. IV. 1891.
8) A. Graf, Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von Nephelis vulgaris. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XXVIII. 1893.
9) R. Leuckart, Über den Infundibularapparat der Hirudineen. Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1893.
10) —— Die Parasiten des Menschen. Bd. I. 5. Lfg. 2. Aufl. 1894.
11) W. Salensky, Études sur le Developpement des Annélides. II. Développement de Branchiobdella. Arch. de Biol. Bd. VI. 1887.
12) Vejdovský, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
—— Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892.
13) C. O. Whitman, A Contribution to the history of the germ-layers in Clepsine. Journ. of Morphology. Bd. I. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Von allen Figuren sind die Umrisse mit Hilfe der Camera gezeichnet.

Es bedeuten:

bh, Bauchhöhle;
blgf, die beiden seitlichen Blutgefäße;
bm, Bauchmark;
bmg, Ganglion des Bauchmarks;
btrgf, vom Botryoidalgewebe gebildete Gefäße;
btrz, Zellen des Botryoidalgewebes;
drz, Unterhautdrüsenzelle;
dt, Darmtasche;
eb, Endblase, bezw. Anlage der Endblase und des Ausführganges vom Nephridium;
ec, Ektoderm (Larvenhaut);
en, Entoderm;
ep, Köperepithel des Embryo;
hod, Hoden;

hodep, Hodenepithel;
lm, Längsmuskelschicht;
möf, Anlage der männlichen Geschlechtsöffnung;
ov, Anlage des Ovarium;
ovc, Kapsel des Ovarium;
ovk, Keimlager der Eier;
prt, Peritoneum;
rm, Ringmuskelschicht;
sh, Seitenhöhle;
slf, Schleifentheil des Nephridium;
sm, wahrscheinlich Samenmutterzellen;
so, Somatopleura;
sp, Splanchnopleura;
spn, Spinalnerv;
spt, Septum;
tr, Anlage des Hodenlappens oder Trichters (Infundibulum);
trz, Trichterzelle (Urzelle des Hodenlappens oder Trichters);
ung, Urnierengang;
vd, Vas deferens;
vef. Vas efferens.

Tafel XXVI.

Fig. 1—11. Aulastomum gulo.

Fig. 1—4. Querschnitte aus einem Keimstreifen, in dem soeben die Seitenhöhlen angelegt worden sind. Fig. 1. Querschnitt aus dem hintersten Ende des Keimstreifens. Fig. 2—4. Querschnitte aus der Mitte desselben Keimstreifens.

Fig. 5 u. 6. Querschnitte aus einem etwas älteren Keimstreifen. In Fig. 5 sind die Seitenhöhlen, in Fig. 6 ist ein Septum getroffen.

Fig. 7. Querschnitt aus dem vorderen Ende eines noch älteren Keimstreifens, in welchem vorn bereits die beiden Blutgefäße erschienen sind. (Wenige Schnitte weiter hinten hören sie schon auf.)

Fig. 8—11. Querschnitte aus der Mitte (Fig. 10 u. 11) und dem hinteren Ende (Fig. 8 u. 9) eines Keimstreifens, in welchem sich die beiden Blutgefäße bereits weiter nach hinten verlängert haben, den Keimstreifen aber noch nicht in seiner ganzen Länge durchsetzen. (Darum fehlen sie auf den Querschnitten, die Fig. 8 u. 9 darstellen.)

Fig. 12—14. Querschnitte, die Anlage und Entwicklung der Ovarien zeigend.

Fig. 12. Hirudo medicinalis.

Fig. 13. Aulastomum gulo.

Fig. 14. Hirudo medicinalis.

Fig. 15. Aulastomum gulo. Paramedianer Längsschnitt aus der Seite eines älteren Keimstreifens. *shv*, vorderer, *shh*, hinterer Theil der Seitenhöhle.

Fig. 16. Aulastomum gulo. Querschnitt.

Fig. 17. Hirudo medicinalis. Querschnitt, dicht vor der weiblichen Geschlechtsöffnung. Es ist ein Septum getroffen, und es sind die vorderen Abschnitte der Vasa deferentia geschnitten.

Fig. 18 u. 19. Hirudo medicinalis. Querschnitte, die Anlage der männlichen Geschlechtsöffnung und der vorderen Abschnitte der Vasa deferentia darstellend.

Tafel XXVII.

Fig. 20. Hirudo medicinalis. Übersichtsbild. Es zeigt die Entwicklung der Nephridien im hinteren Abschnitte eines jungen Keimstreifens.

Fig. 21. Aulastomum gulo. Paramedianer Längsschnitt aus der Seite eines jungen Keimstreifens. (Entwicklung der Nephridien.)

Fig. 22. Aulastomum gulo. Hälfte eines Querschnittes durch das hintere Ende eines jungen Keimstreifens.

Fig. 23. Aulastomum gulo. Paramedianer Längsschnitt aus der Seite eines älteren Keimstreifens.

Fig. 24—29. Querschnitte, die Entwicklung des Cöloms, der Nephridientrichter und der Hoden demonstrirend.

Fig. 24. Hirudo medicinalis.
Fig. 25 u. 26. Aulastomum gulo.
Fig. 27. Hirudo medicinalis.
Fig. 28. Aulastomum gulo.
Fig. 29. Hirudo medicinalis.

Der Keimstreifen befindet sich etwa in einem Stadium der Entwicklung wie es Fig. 33 im Querschnitt darstellt.

Fig. 30. Hirudo medicinalis. Querschnitt, vor der weiblichen Geschlechtsöffnung. Es sind die Vasa deferentia in ihren vorderen Abschnitten getroffen (vgl. Fig. 17, Taf. XXVI).

Fig. 31. Hirudo medicinalis. Querschnitt durch das hintere Ende einer weit entwickelten Larve.

Fig. 32. Aulastomum gulo. Querschnitt der Körperwand, die Entwicklung der Unterhautdrüsenzellen zeigend.

Fig. 33. Hirudo medicinalis. Querschnitt aus der mittleren Region einer weit entwickelten Larve.

Fig. 34—36 stellt den weit entwickelten Nephridientrichter nebst den ziemlich fertigen Hodenbläschen von Hirudo medicinalis dar. Fig. 34 nach einem Querschnitt, Fig. 35 u. 36 nach paramedianen Längsschnitten durch junge etwa seit acht Tagen aus dem Kokon geschlüpfte Egel.

Tafel XXVIII.

Die folgenden Figuren sind nach Übersichtsbildern vom Keimstreifen von Hirudo medicinalis gezeichnet.

Fig. 37 stellt die Anlage des zweiten und dritten Hodenbläschens nebst zugehörigem Hodenlappen des Nephridium dar.

Fig. 38. Zweites Hodenbläschen nebst Hodenlappen eines älteren Keimstreifens.

Fig. 39—44 zeigt die Anlage der Trichter von den sechs vorderen (hodenlosen) Nephridien desselben Keimstreifens, welcher Fig. 37 zu Grunde liegt.

Fig. 39 *I.*, 40 *II.*, 41 *III.*, 42 *IV.*, 43 *V.*, 44 *VI.*, Nephridium.

Über das röhrenförmige Organ von Oncholaimus.

Von

Dr. **O. zur Strassen.**

Mit Tafel XXIX.

Die nachstehenden Angaben bilden einen Theil der Ergebnisse, welche eine größere Reihe im Frühjahr 1892 zu Neapel begonnener Untersuchungen über die Anatomie freilebender Rundwürmer mir bis jetzt geliefert haben. Zum Hauptgegenstand meiner Untersuchungen wählte ich einen der größten und zugleich den gemeinsten der frei im Golfe lebenden Nematoden, den von de Man[1] 1878 entdeckten und als »*Oncholaimus albidus*« bezeichneten Wurm. Der Name *O. albidus* war von Bastian[2] einer englischen Art ertheilt worden. Bastian hatte jedoch nur Weibchen beobachtet, und da bekanntlich für die Kennzeichnung von Nematoden die Verhältnisse gerade des Männchens von besonderer Bedeutung sind, so ist die Unsicherheit erklärlich, welche bis vor Kurzem über die von Bastian aufgestellte Art bestand. 1874 beschrieb Bütschli[3] einen *O. albidus* aus der Kieler Bucht. Dass dieser Wurm nach der Gestalt seines Schwanzendes und der weit zurückliegenden Halsdrüsenöffnung unmöglich zu *O. albidus* gehören konnte, setzte bald darauf de Man[4] aus einander. Freilich dürfte des Letzteren Vermuthung, der Kieler Nematod sei mit seiner neuen Species *brachycercus*[5] identisch, gleichfalls auf einem Irrthum beruhen; außer einigen Unterschieden in den Maßverhältnissen steht einer solchen Annahme der wesentliche Umstand entgegen, dass der große Mundzahn bei *O. brachycercus* links, bei Bütschli's *albidus* jedoch rechts gelegen ist. In Neapel glaubte nun de Man den *Oncholaimus albidus* Bastian wiedergefunden zu haben. Aber auch dies stellte sich als Irrthum heraus, denn 1893[1] entdeckte derselbe Forscher in Falmouth, an derselben Stelle, wo Bastian seine Würmer gefunden hatte, die Männchen der so lange missverstandenen Art und erkannte ihre völlige Verschiedenheit von den Neapeler Oncholaimen. Die letztere Species ist dadurch namenlos geworden; es sei mir gestattet, ihr den Namen Oncholaimus deMani beizulegen. Worin sich die Männchen beider Arten von einander unterscheiden, giebt de Man richtig an: bei *O. albidus* sind die Spicula nur wenig länger als der Schwanz und entbehren der accessorischen Stücke, während die Spicula des *O. deMani* mehr als doppelte Schwanzlänge erreichen und als accessorisches Stück je ein kleines, wulstiges, am oberen Ende abgerundetes Körperchen tragen. Ich füge hinzu, dass Borsten, wie sie de Man vom äußersten Schwanzende des *albidus* beschreibt, beim *O. deMani* niemals vorhanden sind. Dagegen finden sich auch bei unserem Wurme zwei subventrale hinter dem After gelegene Borstenreihen, freilich nur in Gestalt verschwindend kleiner, kaum wahrnehmbarer Spitzchen, wie überhaupt die Haarentwicklung bei dieser Art eine äußerst dürftige ist. Der Hoden ist zweitheilig. Auch die Weibchen der beiden Species lassen sich wohl von einander unterscheiden. Die von *O. deMani* sind plumper und größer als die anderen, sie erreichen eine Länge von 9 mm und darüber. Im Uterus enthalten sie, ihrer beträchtlichen Breite entsprechend, zwei alternirend neben einander liegende Reihen von Eiern, während für die *albidus*-Weibchen von Bastian und de Man übereinstimmend angegeben wird, dass ihre großen Eier stets nur in einfacher Reihe geordnet liegen. Viel deutlicher noch unterscheiden sie sich in der Beschaffenheit der später zu betrachtenden »röhrenförmigen Organe«.

---

[1] de Man, Contribution à la connaissance des Nématoïds marins du Golfe de Naples. p. 6.

[2] Bastian, Monograph on the Anguillulidae. p. 137.

[3] Bütschli, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. p. 39.

[4] de Man, Contribution. p. 5 Anm.

[5] de Man, Troisième Note. p. 30.

Im Januar 1894 hatte die Zoologische Station zu Neapel auf meine Bitte die Liebenswürdigkeit, mir lebende »Oncholaimus albidus« nach Karlsruhe zu senden. Es zeigte sich, dass die übersandten Würmer einer neuen Species angehörten, die ich nach der charakteristischen Bildung des männlichen Schwanzes als Oncholaimus pristiurus bezeichnen will. Die Art steht gerade in der Mitte zwischen *O. deMani* und *albidus*. Der ersteren Form ähnelt besonders das Männchen, dessen Spicula in Bezug auf relative Länge und sonstige Beschaffenheit mit denen des *deMani* fast völlig übereinstimmen. Das Weibchen steht dem des *O. albidus* näher; wie jenes ist es schlank gebaut, enthält im Uterus stets nur eine einfache Reihe von Eiern und besitzt ein Röhrenorgan von durchaus der gleichen Form und Länge. Wie bei den zwei anderen, so nahe verwandten Species ist nur die vordere Hälfte der weiblichen Geschlechtsanlage entwickelt, die hintere wird durch einen kurzen, blindgeschlossenen Sack angedeutet. *O. pristiurus* ist kleiner als *deMani*, im männlichen Geschlechte ca. 6, im weiblichen bis 8 mm lang. An der Mündung der Schwanzdrüsen finden sich ein oder zwei sehr undeutliche Härchen, der Vorderleib ist ziemlich reichlich mit kurzen, steifen Borsten besetzt. Eigenartig ist die Papillenbewaffnung am Schwanzende des Männchens (Fig. 1). Es findet sich auch hier beiderseits eine Reihe von 12 ansehnlichen, gerade abstehenden Haaren. Die Reihen beginnen dicht hinter dem After, stehen Anfangs um etwa ein Drittel des Körperumfanges aus einander, konvergiren jedoch alsbald nach der Medianlinie des Bauches zu. Kurz bevor sie dieselbe erreicht haben, verwandeln sich die schlanken Borsten plötzlich in gedrungene, rundliche Papillen, welche genau in der Verlängerung der Borstenreihen konvergiren und endlich zu einer einzigen Medianreihe zusammentreten. Die Papillen sind hell und durchsichtig. Jede ist in einen runden Ausschnitt der Cuticula eingelassen, und man erkennt bei starker Vergrößerung, dass ein zarter Nerv bis in die zipfelförmige, nach rückwärts gerichtete Spitze verläuft. Die Zahl der Papillen beträgt fast regelmäßig 11, von denen die drei letzten hinter einander stehen, die vorhergehenden erst alternirend, dann paarweis zu zwei Reihen geordnet sind. Manchmal lässt sich die Zahl nicht genau angeben, wenn nämlich der Übergang zwischen Papillen und Borsten nicht deutlich hervortritt, sondern durch Zwischenstadien vermittelt wird. Die Papillen stehen so dicht, dass sie bei schwächerer Vergrößerung den Eindruck einer scharfen, sägeförmigen Leiste hervorrufen. Auch bei *O. pristiurus* trägt das Männchen auf der vorderen Lippe des Afterspaltes eine Gruppe starrer Borsten, oder besser Stäbchen, wie sich ähnliche auch weiter nach vorn zu über die Bauchseite zerstreut vorfinden. Da ich eine große Menge der Würmer erhalten hatte, konnte ich auch diese Art für meine Untersuchung verwenden. Es gelang mir, die Thiere in flachen Gefäßen über sechs Wochen lebendig zu erhalten, obwohl die Quantität des mitgesandten Seewassers eine sehr geringe war. Besonders vortheilhaft war es für meine Untersuchung, dass ich im Stande war, die *O. pristiurus* nach einigen neueren Methoden zu behandeln, die ich früher bei *O. deMani* nicht in Anwendung gebracht hatte.

---

[1] de Man, Cinquième Note. p. 32.

Das röhrenförmige Organ.

Manche Weibchen der Gattung *Oncholaimus* tragen in ihrem Hinterleibe einen umfangreichen, verwickelt gestalteten Apparat, welcher sich mit keinerlei aus der Reihe der Nematoden bekannten Organen vergleichen lässt, während gleichzeitig sein Zweck und seine Funktionsweise noch gänzlich unbekannt sind. de Man[1] ist der Entdecker des merkwürdigen Gebildes. Er nannte es, eben weil er völlig außer Stande war, über den Sinn der ganzen komplicirten Einrichtung auch nur eine Ansicht auszusprechen, nach seiner allgemeinen Form das »röhrenförmige Organ«. Bei *O. fuscus*, der von dem niederländischen Forscher eingehend untersuchten Art, liegt es als ein an beiden Enden geschlossenes weites Rohr frei in der Leibeshöhle und erstreckt sich über einen Raum, der fast zwei Dritteln der Gesammtlänge gleichkommt. Knapp vor dem After ist das eiförmig erweiterte Hinterende gelegen; durch zwei kurze chitinige Röhrchen mündet es beiderseits nach außen. Das ganze Organ steht nun mit dem symmetrisch gebauten Geschlechtsapparate in der Weise in Verbindung, dass in gleicher Entfernung vor und hinter der Vulva an dem Hauptrohre sich je eine sehr sonderbar gebaute Warze erhebt, welche ein »Verbindungsröhrchen« nach dem entsprechenden Uterusaste entsendet. de Man sah ein etwas abweichend gebautes Organ auch bei *O. albidus* (aus der Nordsee)[2] und *brachycercus*[3], ohne indess eine Beschreibung zu liefern. Erst in seiner im vorigen Jahre erschienenen Cinquième Note, derselben Schrift, in welcher er auch die Frage nach der Bastian'schen Species entschied, hat de Man eine Abbildung und kurze Beschreibung des Röhrenorgans von *O. albidus* Bast. gegeben. Er schildert es wie folgt: »L'organe tubiforme ressemble à celui de l'Oncholaimus fuscus; on n'observe cependant qu'une seule papille, parceque le tube génital est simple. L'organe se compose du canal principal, de deux tubes latéraux, qui débouchent à la face dorsale, un peu en avant de l'anus, de la papille ovalaire, constituée par de nombreuses cellules en forme de retorte et située constamment ou côté droit du canal principal, enfin d'un tube de communication qui réunit la papille à l'utérus.« Ich selbst habe die röhrenförmigen Organe des *O. pristiurus* und des nunmehr als *O. deMani* bestimmten Neapeler Wurmes an lebendem sowohl wie an konservirtem Materiale untersucht und anatomisch genau genug kennen gelernt. Was freilich der Zweck des Ganzen sei, das ist mir so dunkel geblieben wie dem Entdecker.

---

[1] de Man, Anatomische Untersuchungen. p. 47.

[2] de Man, Anat. Unters. p. 8.

[3] de Man, Troisième Note. p. 32.

Die nahe Verwandtschaft zwischen *O. albidus*, *deMani* und *pristiurus* spricht sich auch in der Beschaffenheit ihrer Röhrenorgane aus: alle drei bilden zusammen einen Typus, welcher sich von der durch *O. fuscus* repräsentirten Form — ich bin darin anderer Ansicht als DE MAN — ganz bedeutend unterscheidet. Mit jener haben sie fast nichts gemeinsam, als dass sie eben auch aus einer langen Röhre bestehen und am Hinterende durch zwei seitliche Öffnungen nach außen münden. Dagegen sind sie unter einander wohl nur darin verschieden, dass beim *O. deMani* alle Theile gestreckter sind, und der ganze Apparat eine etwas größere Länge besitzt als bei den zwei übrigen Species. Jedoch existirt bei den von mir untersuchten Arten keinerlei Zusammenhang zwischen dem Röhrenorgan und dem Geschlechtsapparate, wie ich ausdrücklich hervorheben will. DE MAN's Angabe, dass zwischen beiden bei *O. albidus* ein Verbindungsrohr bestände, möchte ich desshalb bei der sonstigen augenscheinlichen Übereinstimmung der drei Species in Zweifel ziehen. Auf der Abbildung sehe ich auch gar nichts von einem solchen tube de communication. Dagegen gelang es mir die überraschende Thatsache festzustellen, dass das Röhrenorgan bei *O. deMani* und *pristiurus* mit dem Darme in offener Verbindung steht.

Die Länge des Organs beträgt beim erwachsenen *deMani*-Weibchen 0,7—0,9 mm, so dass sein vorderes Ende nur wenig hinter die Mitte der von Vulva und After begrenzten Strecke zu liegen kommt. Viel kürzer und gedrungener ist es bei *O. pristiurus*; hier erreicht es eine Länge von höchstens 0,6 mm, es beginnt ungefähr mit dem letzten Drittel der bezeichneten Körperstrecke und kommt dadurch den vom *O. albidus* beschriebenen Verhältnissen ungemein nahe. Bei allen drei Arten endigt das Organ in einer kurz vor dem After gelegenen ringförmigen Einschnürung des Leibes. Die Theile, welche den Apparat im Wesentlichen zusammensetzen, hat schon DE MAN richtig bezeichnet: es sind der Stamm, die beiden an seinem Hinterende entspringenden Endschläuche und ein eigenthümliches rosettenförmiges Gebilde, von DE MAN papille ovalaire genannt (Fig. 2 u. 3).

Der Stamm liegt zwischen Darm und Leibeswand als ein in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattetes Rohr von ungefähr 0,5 resp. 0,38 mm Länge. Zu seiner Aufnahme ist die obere Wandung des Darmes rinnenförmig vertieft, und da es den so entstandenen Hohlraum völlig ausfüllt, steht es also an seiner unteren Fläche mit dem Darme, an der oberen mit der Muskulatur und dem Dorsalfelde in engster

Berührung. Man sieht, die »dicke, wahrscheinlich bindegewebige« Scheide, die bei *O. fuscus* das Rohr umgiebt, und in der DE MAN Kerne von ansehnlicher Größe beobachtete, fehlt unseren Würmern. Während die Länge des Stammes einigen Schwankungen unterliegt, ist seine Form eine konstante: das vorderste Ende ist birnförmig aufgetrieben und, indem es sich fast rechtwinkelig gegen die Bauchseite wendet, tief in den Darm eingesenkt. Gleich dahinter zeigt sich der Stamm halsförmig verengt; dann nimmt sein Umfang nach rückwärts ganz allmählich zu und bildet knapp hinter der Mitte seiner Länge eine beträchtliche bauchige Erweiterung, um nach abermaliger Einschnürung mit einer zweiten, jedoch schwächeren Auftreibung zu enden. Diese wechselnden Breitenverhältnisse verleihen dem Stammrohre des *O. deMani* elegant geschwungene Umrisse, während sie an der kurzen, plumpen Röhre der anderen Art weit weniger in Erscheinung treten.

Der Bau des Stammrohres ist recht eigenthümlich. Abgesehen vom Vorderende besteht es lediglich aus einer ziemlich dicken chitinigen Haut, ohne zellige Matrix und ohne Kerne (Fig. 7 *st*). Auch darin giebt sich ein sehr gewichtiger Unterschied von dem entsprechenden Organe des *fuscus* zu erkennen: dort wird die Wandung, wie DE MAN beschreibt, aus großen und hellen, weit in das Innere vorspringenden und mit deutlichen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt.

Das vordere, in den Darm eingesenkte Ende des Röhrenorgans verdient nun unser besonderes Interesse. Es finden sich hier, wie ich schon andeutete, innerhalb des chitinigen Rohres wohlumschriebene, kernführende Zellen. Sie beginnen an der halsförmigen Verengung als flache Auskleidung der Röhre, aber gegen das Ende zu werden sie höher, nehmen oft eine fast schuppenförmige Gestalt an und hängen weit in das Innere hinein. Man gewinnt dann leicht den Eindruck, als sei das Organ aus zwiebelschalig über einander liegenden Zellschichten aufgebaut, oder, betrachtet man es von oben, so glaubt man eine Anzahl koncentrischer Ringe zu sehen. Überhaupt ist es schwierig, am lebenden oder in toto präparirten Wurme über feinere Einzelheiten Klarheit zu erlangen, und zwar nicht nur, weil das Gebilde bis an den engen Hals in die mit Fettkugeln reichlich durchsetzten Darmzellen begraben ist: es erschwert auch durch sein eigenes hohes Lichtbrechungsvermögen die Untersuchung. Indess erkennt man wohl, dass ein schmales Lumen mitten durch die scheinbaren Zellschichten hindurch bis dicht an das äußerste Ende heranführt. Hier scheint es blind zu endigen.

Untersucht man eine Serie feiner Querschnitte — Pikrinessigsäure mit Boraxkarminfärbung liefert hierfür weitaus die instruktivsten

Präparate — so beobachtet man an dem ersten Schnitte, der das Organ getroffen hat, Folgendes (Fig. 4). Die Mitte der dorsalen Wölbung des Darmes wird hier von zwei oder drei Zellen gebildet, welche sich von den übrigen Darmzellen deutlich unterscheiden. Zwar zeigen ihre Kerne genau dieselbe Größe und Beschaffenheit wie die der anderen Darmzellen, aber ihr Plasma ist gleichsam verdichtet, so dass sie mit dem Karmin eine bedeutend intensivere Färbung angenommen haben. Auch sind sie kleiner und von etwas gedrückter Gestalt, und die hellen Fetttröpfchen, die sonst den nach innen gewendeten Theil der Zelle erfüllen, sind verschwunden. Ihr unterer, an der Begrenzung der Darmhöhle theilnehmender Rand ist zackig und verwaschen. Der nächstfolgende Schnitt (Fig. 5) zeigt bereits fünf bis zehn in die Umwandlung einbezogene Zellen; ihre Kerne liegen dicht bei einander, die Zellgrenzen sind unbestimmt, und die unteren Theile besonders der seitlichen Zellen haben sich in ein zerfetztes Maschenwerk zackiger Pseudopodien aufgelöst, welche beiderseits schon weit in die Darmhöhle hinabgreifen. Nun rücken die seitlichen Theile immer tiefer. Sie vereinigen sich endlich mit ihren Fortsätzen und scheiden dadurch das Lumen des Röhrenorgans von der Darmhöhle. Auf Schnitten, die das zellige Mündungsorgan in seiner größten Ausdehnung getroffen haben (Fig. 6), sehen wir, wie es bis tief über die Leibesmitte hinabreicht, das Darmlumen, dessen dorsale Begrenzung es fast allein bildet, zu einem schmalen Spaltraume komprimirend. Hinter dieser Stelle verringert sich sein Umfang nach rückwärts rasch; während es sich mehr und mehr der Rückenlinie nähert, gelangen unter ihm die echten Darmzellen zur Wiedervereinigung. Die Zellen, welche in die Bildung des Endorgans eingegangen sind, haben sich unterdess immer schärfer von den Darmzellen gesondert, zuletzt durch Ausscheidung einer trennenden Membran, wie auch das eigene Lumen bald eine feine membranöse Auskleidung erhält. Beide Membranen vereinigen sich am Eingange, da wo der Zellbelag unter allmählicher Verflachung sein Ende erreicht, zur Bildung des häutigen Stammrohres.

Wir haben uns also überzeugt, dass das Lumen des Röhrenorgans mit dem Lumen des Darmes kommunicirt. Wir sahen aber auch, dass die das Endorgan aufbauenden Zellen sich von denen des Darmes sehr wenig, in Bezug auf die Kerne überhaupt nicht, unterscheiden, ja stellenweise sogar an der Begrenzung der Darmhöhle selbständigen Antheil nehmen. Die Vermuthung, dass jene Zellen in der That umgewandelte Darmzellen seien, das ganze Mündungsorgan nichts weiter, als eine nach rückwärts umgelegte Ausstülpung des Darmes, hat unter solchen Umständen Vieles für sich. Man betrachte nur den Fig. 11 abgebildeten Längsschnitt.

Da erkennen wir nicht nur, wie die oberhalb gelegenen Darmzellen unter Verdichtung ihres Plasma direkt in den dorsalen Theil des Endorgans übergehen, sondern wir beobachten eine ganz entsprechende Verdunkelung auch an denjenigen Darmzellen, welche unterhalb des Organs liegen, mit ihm also eigentlich gar nichts zu schaffen haben. Etwas komplicirtere Verhältnisse zeigt der in Fig. 12 abgebildete Längsschnitt. In Folge starker Pressung sind hier die Zellen des Endorgans wie die anliegenden Darmzellen sammt ihren Kernen blattartig verdünnt und haben in Folge dessen im Längsschnitt lineare Gestalt angenommen. Aber auch hier gewinnt man wohl den Eindruck, dass es sich ursprünglich um eine zipfelförmige Ausstülpung des Darmes gehandelt hat, deren Basis dann wieder tief in die Zellmasse des Darmes hineingedrückt wurde.

Wir wissen, dass die hintere Hälfte des Stammrohres aus zwei auf einander folgenden Auftreibungen besteht. In der Einschnürung zwischen beiden liegt auf der rechten Seite des Körpers ein Organ von ganz fremdartigem Aussehen, wir wollen es als das »rosettenförmige Organ« bezeichnen (Fig. 2, 3, 13). Es hat bei beiden Arten eine Länge von 42—48 μ und ungefähr die Form einer halben Hohlkugel. Von den Seiten her, quer zur Längsachse, zeigt es sich leicht zusammengedrückt, meist nur sehr wenig, jedenfalls nie in so hohem Grade als es de Man beim *O. albidus* abgebildet hat. Dies halbkugelige Organ besitzt ein beträchtliches Lichtbrechungsvermögen und wird dadurch schon bei ganz schwacher Vergrößerung so auffällig, dass man kaum begreift, wie es der Aufmerksamkeit der ersten Beobachter entgehen konnte. Um den Raum zu schaffen für ein so voluminöses Gebilde, müssen natürlich Darm und Muskulatur an dieser Stelle weit aus einander weichen. So entstehen vor und hinter der Rosette Spalträume von nicht unbeträchtlicher Ausdehnung, die aber bis auf das letzte Eckchen erfüllt werden von einem dichten, zahlreiche runde Kerne enthaltenden Gewebe, dem Mesenchym (Fig. 8 *msch*). Die Rosette ist nun derartig in den von Darm, Stammrohr und Leibeswand umgrenzten Raum eingelagert, dass die Wölbung sich nach links gegen das Röhrenorgan, die hohle offene Seite nach rechts und je nach den Raumverhältnissen mehr oder weniger nach abwärts wendet (Fig. 8). Die eigenthümliche Form des Organs kommt dadurch zu Stande, dass eine große Anzahl, 20 bis 30, retortenförmig gekrümmter Röhrchen zu einer sternförmigen Figur vereinigt sind. Sämmtliche spitzen Mündungen treffen in einem Punkte, dem Mittelpunkte der Wölbung, zusammen, die rundlichen Kolben bilden die Peripherie. Hier pflegen sie in zwei koncentrischen Ringen zu liegen, von denen jedoch der innere nur selten vollständig geschlossen ist. Betrachten wir ein einzelnes der kleinen Dinger, die de Man so treffend mit Retorten verglichen hat, so sehen wir, dass das fast kugelförmige, blindgeschlossene Kölbchen sich in einen gekrümmten, in der Mitte sanft erweiterten Hals fortsetzt, welcher seinerseits im Centrum der Rosette mit einem kurzen cylindrischen Röhrchen von sehr engem Lumen endigt. Die stark lichtbrechende, überall genau gleich dicke Wandung besteht wohl aus Chitin. Erfüllt sind die Röhrchen von einer hellen, äußerst feinkörnigen Masse, welche sich mit Karmin, Hämatoxylin, Safranin nicht färbt, durch das Osmium jedoch eine ziemlich intensive Bräunung erleidet. Ob das kugelige Ende einen Kern enthält, wie man von vorn herein erwarten möchte, konnte ich nicht entscheiden. Zwar fand ich auf Schnitten sehr häufig, dass das äußerste Ende eine geringe Quantität körniger, mit Karmin stark tingirter Substanz enthielt, welche der hellen Füllung wie eine Kappe aufsaß, im Querschnitt also ringförmig, im Längsschnitt halbmondförmig erschien (Fig. 14). Aber in eben so zahlreichen anderen Fällen fand sich absolut nichts von färbbarer Substanz, auch scheint die beschriebene eigenthümliche Form wenig für ihre Kernnatur zu sprechen. Es ist indess wahrscheinlich, dass ursprünglich vorhandene Kerne durch das Anwachsen der hellen Füllmasse erst an die Wand des Kolbenendes herangepresst und zuletzt völlig zum Verschwinden gebracht werden.

Die ganze Rosette steckt in einem Futterale von faseriger, chitiniger Haut, derjenigen ähnlich, welche die Wandung des Stammrohres bildet (Fig. 8). Beide verschmelzen da, wo sie sich berühren, zu einer einzigen Membran und bilden so ein Septum, welches indess die anliegenden Organe nicht völlig von einander trennt. Denn in ihrer Mitte, genau der Stelle gegenüber, wo die Endröhrchen der Retortenhälse zusammentreffen, ist die Scheidewand von einer runden, gegen das Stammrohr trichterförmig eingesenkten Öffnung durchbohrt. Auf der abgewendeten Seite überragt das Futteral den von den kugeligen Kölbchen gebildeten Rand um ein Beträchtliches. Da seine Wände sich wieder zusammenziehen, geschieht es oft, dass der von ihm umschlossene Raum fast die Form einer vollen Kugel oder Zwiebel erlangt, doch ist in allen Fällen eine mehr oder weniger weite Öffnung vorhanden. Durch diese dringt das Mesenchym mit massenhaften Kernen herein und erfüllt allen Raum über und zwischen den retortenförmigen Röhrchen. Die Kerne stehen möglicherweise in irgend welcher Beziehung zur Funktion der letzteren, denn es ist auffällig, wie sie sich in der Nähe der Kölbchen zusammendrängen. Auch unterscheiden sie sich von den gewöhnlichen Mesenchymkernen durch etwas bedeutendere Größe und hellere Färbung. Die Gesammtheit des Rosettenorgans stellt — darüber kann wohl kein Zweifel bestehen — eine Drüse dar, deren Sekret durch die trichterförmige Öffnung in das Stammrohr gelangt.

Wir wissen durch DE MAN, dass das röhrenförmige Organ des *O. fuscus* durch zwei quergestellte, ganz kurze Chitinröhrchen mit der Außenwelt kommunicirt. Weit davon verschieden sind die Verhältnisse, wie wir sie bei dem von *O. albidus*, *deMani* und *pristiurus* repräsentirten Typus des Organs vorfinden (Fig. 2, 3). Hier setzen sich an das Hinterende des Stammes zwei langgestreckte, seitlich zwischen Darm und Leibeswand verlaufende Schläuche an, deren Bau sehr eigenthümlich ist und, wie ich nach der von DE MAN gegebenen Abbildung vermuthen darf, bei allen drei Arten in den Grundzügen übereinstimmt. Bei *O. deMani* zeichnen sich, wie alle Theile des Röhrenorgans, so auch die beiden Endschläuche durch Schlankheit und Gestrecktheit aus. Während dieselben nämlich bei *pristiurus*, und anscheinend auch bei *albidus*, nur etwa 0,22 mm lang sind, erreichen sie bei *O. deMani* eine Länge von 0,3 mm und sind noch obendrein ganz wesentlich schmaler (Fig. 2). Dem zufolge ist auch ihr Verhältnis zu den übrigen Organen ein anderes: sie wenden sich alsbald nach ihrem Ursprunge in sanftem Bogen nach außen und abwärts, bis sie die Höhe der Seitenfelder erreicht haben, neben denen sie dann bis zu ihrer Mündung verlaufen. Kurz vor der letzteren sind sie abermals leicht nach außen gekrümmt, so dass, von oben gesehen, ungefähr das Bild einer Lyra entsteht. Der bis dahin an die Bauchfläche gedrängte Darm tritt, sobald es durch das Auseinanderweichen der Schläuche ermöglicht wird, in voller Breite zwischen sie empor. Anders bei *O. pristiurus* (Fig. 3). Die Schläuche sind hier so plump, dass ihr Durchmesser einem Drittel der Körperdicke gleichkommt, und sie verlaufen, einfach gabelförmig aus einander weichend, ohne Biegungen nach hinten. Der zwischen ihnen frei werdende Raum ist in Folge dessen nur knapp, besonders am Anfang, so dass der Darm hier nur eine schmale, aus wenig Zellen bestehende Lamelle zwischen sie hinaufschieben kann. Erst allmählich folgt die größere Masse des Darmes nach, während die Ausführungsgänge der drei Schwanzdrüsen erst hinter der Mündung der Schläuche an die Rückenseite emporzutreten vermögen.

Den Hauptbestandtheil jedes Endschlauches bildet eine einfache Reihe platter, kreisrunder, geldrollenartig an einander geschichteter Zellen. Auf der Innenseite dieses eigenthümlichen, wohl als Stützorgan aufzufassenden Zellstabes verläuft ein flaches, schmales Röhrchen, und das Ganze wird von einer chitinigen Scheide umhüllt, welche an ihrem Vorderende in das Stammrohr kontinuirlich übergeht (Fig. 2, 3). Die Zahl der eine Reihe zusammensetzenden Zellen schwankt bei der größeren Art zwischen etwa 80 und 120, ihre Dicke dem entsprechend zwischen 2,5 und 4,5 μ, bei *O. pristiurus* dagegen ist die Dicke ziemlich konstant 3 μ, und die Zahl der Zellen mag ungefähr 60 bis 70 betragen. Die ovalen Kerne sind intensiv färbbar, haben eine Länge von ca. 6 μ und sind gewöhnlich in einer ziemlich regelmäßigen Reihe angeordnet. Auffällig stark chitinisirt sind die zwischen die Zellen eingeschobenen Scheidewände, offenbar zu dem Zwecke, die Festigkeit des Ganzen zu erhöhen (Fig. 15). Je nach der mehr oder weniger regelmäßigen Schichtung der Zellen stehen diese Scheidewände entweder senkrecht zur Längsachse des Organs, oder schief, oder sie sind nach beliebiger Richtung uhrglasförmig vorgewölbt. Oft genug zeigt ein und derselbe Schlauch alle diese verschiedenen Formen in bunter Abwechslung. Die Scheidewände sind häufig nicht eben, sondern fein gerippt; in anderen Fällen scheint es, als habe die Chitinisirung ganze Zellen ergriffen, die dann als dicke, stark lichtbrechende Platten ohne erkennbaren Kern zwischen die übrigen eingelagert sind. Sehr unregelmäßig pflegt die Schichtung im vordersten, meist noch innerhalb des Stammrohres gelegenen Abschnitte zu sein. Die Zellstäbe beginnen hier mit länglichen, eiförmig erweiterten Körpern, welche rechts und links an der nach außen etwas vorgewölbten Wandung liegen und gegen das Lumen des Stammrohres von einer dünnen aber deutlichen Haut umschlossen werden.

Jede Zelle trägt an ihrer dem Darm zugekehrten Seite einen kleinen, flachen Ausschnitt, die Gesammtheit des Zellstabes demzufolge eine an seiner Innenfläche entlang laufende Rinne (Fig. 10 *r*). Da nun der Zellstab innerhalb eines chitinigen Schlauches von völlig kreisrundem Querschnitte liegt, so kommt es zwischen beiden zur Bildung eines niedrigen Röhrchens, welches, da auch die Rinne des Zellstabes eine besondere chitinige Auskleidung erhält, nach beiden Seiten von derben häutigen Wänden begrenzt ist. Vorn öffnet sich das Röhrchen unter beträchtlicher Erweiterung seines Lumens in den Hohlraum des Stammrohres (Fig. 9 *r*), an seinem Ende mündet es als ovaler, quergestellter Spalt durch die Haut nach außen (Fig. 15). Es macht dabei eine scharfe Biegung um das hintere, abgerundete Ende des Zellstabes herum, wendet sich senkrecht gegen die Cuticula und vereinigt sich mit ihr, nachdem schon vorher seine Wände eine bedeutende Verstärkung erfahren hatten. Dem Ende des Zellstabes gegenüber, also an der sonst nackten Innenseite des Röhrchens liegt an dieser Stelle ein Kranz von vier bis fünf großen, halbkugeligen Zellen. Auch diese werden von der gemeinsamen chitinigen Hülle des Endschlauches umkleidet. Ein geringer Unterschied zwischen den Mündungen von *O. deMani* und *pristiurus* macht sich in so fern bemerklich, als bei der letzteren Art der freie, vielleicht aus einer Einstülpung der Cuticula hervorgegangene Endtheil des Röhrchens nicht ganz senkrecht an die Haut herantritt, sondern mehr schräg nach hinten, und überhaupt eine etwas größere Länge aufweist (Fig. 2 u. 3).

Während am Ursprung der Endschläuche ihre Berührung mit Darm und Leibeswand eine unmittelbare zu sein pflegt (Fig. 9), kommt es nach rückwärts zu, und zwar zuerst nur innen, später im ganzen Umfange, zur Bildung eines schmalen, trennenden Raumes zwischen dem Schlauche und den anliegenden Organen (Fig. 10). Dieser Spalt wird ausgefüllt von einem sehr hellen, lockeren, aus kurzen Plasmabrücken und -säulchen zusammengesetzten Gewebe, welches vereinzelte Kerne enthält und dadurch seine Zugehörigkeit zum Mesenchym beweist.

Wir haben uns noch kurz mit dem in allerdings recht verschiedener Quantität und Form auftretenden Inhalte des Organs zu beschäftigen. Fast in allen Fällen findet man im Lumen des Stammes, besonders in dessen erweiterten Abschnitten, einzelne oder in Gruppen zusammenliegende große Ballen einer feinkörnigen, im Leben hellgrauen Substanz (Fig. 3 u. 8 *i*). In ihrer Gestalt erinnern diese Ballen an Eier, eine Ähnlichkeit, die noch dadurch erhöht wird, dass sie in ihrem Centrum sehr regelmäßig einen eigenthümlichen stark lichtbrechenden Körper enthalten. Derselbe präsentirt sich auf Schnitten als ein ringförmiges, sehr stark gefärbtes Gebilde von 3,7—5 μ Durchmesser und ist von einem gleichfalls intensiv gefärbten, nach außen allmählich verwaschenen Hofe umgeben. Die Ähnlichkeit der Körper mit degenerirten Kernen ist nicht gering; eben so gut könnte es sich aber auch lediglich um Konkretionen handeln. Manchmal — bei *O. deMani* — zeigt sich das ganze Organ von einer zusammenhängenden Masse feinkörniger Substanz erfüllt (Fig. 2 *i*). Dieselbe pflegt derartig vertheilt zu sein, dass sie in dicker, massiver Schicht der Wandung auflagert, in der Achse also einen Hohlraum von größerer oder geringerer Breite frei lässt. Kerne oder den oben beschriebenen Ringen ähnliche Gebilde habe ich in dem Wandbelage nicht gefunden, dagegen beobachtete ich an ihm sehr häufig eine eigenthümliche schräge Streifung, die fast an muskulöse Bildungen erinnerte. Am Hinterende setzt sich die dichte Masse in die Röhrchen der beiden Endschläuche fort (Fig. 9 *i*). Ein dünner, wenig auffallender Belag derselben Substanz ist übrigens vielleicht in allen Fällen vorhanden. Wenigstens beobachtet man an Querschnitten vielfach, dass ein schmaler Streifen schwach färbbarer, nahezu homogener Substanz sich ringsum von der Chitinwand abgelöst hat und nun als unvollständiger Ring zusammengekrümelt im Inneren liegt. Selten finden sich im Stammrohre, besonders in der Gegend der Rosette, derbe, strukturlose Häute, welche den Hohlraum unregelmäßig durchspannen und gelegentlich besondere Kammern zur Abtrennung bringen.

Was diese Inhaltsmassen bedeuten, was überhaupt der Sinn des ganzen Apparates sei, muss eine biologische Untersuchung lehren. Nur so viel ist klar: das Röhrenorgan ist bestimmt, vermittels der rhizopodenartigen Zellen seines Vorderendes dem Darminhalte irgend welche Bestandtheile zu entnehmen und, vermischt mit dem Produkte der rosettenförmigen Drüse, nach außen zu befördern. Da nur das Weibchen mit einer solchen Vorrichtung ausgestattet ist, kann es sich dabei unmöglich um eigentliche Exkretion, d. h. Entfernung schädlicher Substanzen handeln. Vielmehr wird das Sekret des Organs irgend welchen mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Zwecken zu dienen haben. In dieser Hinsicht ist eine Beobachtung de Man's von einigem Interesse. Er fand die ringförmige Einschnürung der *albidus*-Weibchen bedeckt von einem dicken Gürtel gelblichbrauner Substanz und meint sogar, dass durch diesen Gürtel die Verengung bewirkt werde. de Man untersuchte »im Sommer«. Ich selbst studirte die lebenden Würmer im Juni, dann wieder im Januar, ohne Ähnliches zu finden. Jedenfalls aber spricht der Umstand, dass bei meinen Oncholaimen auch ohne Gürtel die Einschnürung stets vorhanden war, bei der Elasticität des Wurmleibes deutlich genug gegen einen ursächlichen Zusammenhang beider. Möglicherweise findet die Hauptfunktion des Röhrenorgans zu einer anderen Jahreszeit statt. Auch ist es mir wahrscheinlich, dass bei sehr jungen Weibchen, die zu untersuchen ich noch keine Gelegenheit hatte, manche Theile etwas abweichend gebaut sind. Vor Allem dürfte das Stammrohr auf früher Entwicklungsstufe mit einem inneren zelligen Belage seiner Chitinwand versehen sein.

Das Dunkel, das über dem Röhrenorgane und seiner Funktion schwebt, wird noch vermehrt durch die weitgehende Verschiedenheit der Organe bei so nahe verwandten Species wie *O. fuscus* einerseits und *O. albidus*, *pristiurus* und *deMani* andererseits. In der That ist die Differenz derartig, dass sie zur Bildung besonderer Genera oder selbst Familien Veranlassung geben müsste, wenn sie in gleich hohem Grade bei irgend einem anderen Organsysteme aufgetreten wäre. Das Wichtigste und Interessanteste am röhrenförmigen Organ des *fuscus* sind die beiden Warzen mit ihren komplicirten zum Uterus führenden Verbindungsröhrchen. Nichts davon findet sich beim anderen Typus.

Es fehlt hier jede Kommunikation mit dem Sexualsystem, und wenn de Man die Rosettendrüse als »papille ovalaire« mit den Warzen des *O. fuscus* in eine Linie stellt, so ist das eine Annahme, die durch nichts gerechtfertigt wird, und nur bei oberflächlicher Betrachtung entstehen konnte. Dagegen bin ich nicht ganz sicher, ob in einem sehr wesentlichen anderen Punkte nicht dennoch eine gewisse Übereinstimmung besteht. de Man beschreibt das Vorderende des Organs bei *O. fuscus* wie folgt: »An dem vorderen blinden Ende des Hauptrohres differenziren sich die Zellen der Wand an einer Seite zu einem runden Knopfe, mittels dessen das Vorderende an der Wurzel des Darmes verbunden ist: eine Verbindung, welche wohl nur zur Fixirung und zur Stütze des Apparates dienen dürfte.« de Man hat, so viel wenigstens aus seiner Arbeit hervorgeht, bei seinen ausgezeichneten Untersuchungen die Schnittmethode nicht angewendet. Ohne deren Hilfe würde aber auch mir die offene Verbindung, die bei *O. deMani* und *pristiurus* zwischen Darm und Röhrenorgan besteht, nicht klar geworden sein.

Leipzig, im Mai 1894.

Litteraturnachweis.

1. Bastian, Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, Marine, Land, and Freshwater, with Descriptions of 100 new Species. London 1864.
2. Bütschli, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere des Kieler Hafens. Abhandl. der Senckenberg'schen Naturf. Gesellsch. Bd. IX. 1874.
3. de Man, Contribution à la connaissance des Nématoids marins du Golfe de Naples. Tijdschrift der Nederlandsche Dierk. Vereeniging. Deel III. 1878
4. —— Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig 1886.
5. —— Troisième Note sur les Nématodes libres de la Mer du Nord et de la Manche. Mém. Soc. Zool. France. T. 2. P. 2.
6. —— Cinquième Note etc. Ebenda. T. VI. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

d, Darm; *e*, Endschlauch des Röhrenorgans; *i*, Inhalt des Röhrenorgans; *m*, Mündungsorgan; *mf.d*, dorsales Medianfeld; *mf.v*, ventrales Medianfeld; *msch*, Mesenchym; *msk*, Muskel; *r*, Röhrchen des Endschlauches; *rs*, rosettenförmiges Organ; *sf*, Seitenfeld; *st*, Stammrohr.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Hinterleib von Oncholaimus pristiurus ♂. Pikrin-Essigsäure, Boraxkarmin, Glycerin. Zeiss Oc. 3, Obj. C. *sp*, rechtes Spiculum; *acc*, dessen accessorisches Stück; *bm*, Bursalmuskulatur vor und hinter dem After; zwischen den Fibrillenbändern zahlreiche große Kerne; *d.e*, Ductus ejaculatorius; *a*, After.

Fig. 2. Hinterleib von O. deMani ♀ mit dem Röhrenorgan. Sublimat, Glycerin. Oc. 2, Obj. A.

Fig. 3. Dessgleichen von O. pristiurus ♀.

Fig. 4—10. Serie von Querschnitten durch O. pristiurus ♀. Pikrin-Essigsäure, Boraxkarmin, Balsam. Dicke 5 μ. Oc. 2, Obj. E.

Fig. 4. Der erste das Mündungsorgan treffende Schnitt.

Fig. 5. Der nächstfolgende Schnitt.

Fig. 6. Schnitt durch die größte Ausdehnung des Organs, hinter der Mündung in den Darm. *sdrI*, Ausführungsgang der ersten Schwanzdrüse.

Fig. 7. Schnitt durch das Stammrohr. *sdrII*, zweite Schwanzdrüse, in Höhe des Kernes getroffen.

Fig. 8. Schnitt durch die Rosettendrüse. Im Stammrohre körnige Inhaltsmasse (*i*) mit lichtbrechendem Körper; *f*, das die Rosette umhüllende Futteral, mündet in das Stammrohr.

Fig. 9. Schnitt durch die Endschläuche kurz nach ihrem Ursprung. Die noch ziemlich breiten Röhrchen (*r*) theilweise von homogener Inhaltsmasse (*i*) erfüllt; *sdrIII*, Gang der dritten Schwanzdrüse.

Fig. 10. Schnitt durch den hinteren Theil der Endschläuche. *sp*, Spaltraum, von lockerem Mesenchym erfüllt.

Fig. 11 u. 12. Längsschnitte durch die Mündungsorgane zweier Weibchen von O. pristiurus. Pikrin-Essigsäure, Boraxkarmin, Balsam. Oc. 2, Obj. D.

Fig. 11 zeigt ungewöhnlich einfache Verhältnisse.

Fig. 12. Komplicirter. *sdrII*, zweite Schwanzdrüse.

Fig. 13. Rosettenförmiges Organ von O. deMani; nach dem Leben, von der Wölbung aus gesehen. Oc. 4, Obj. E.

Fig. 14. Einzelnes Röhrchen. Sublimat-Boraxkarmin. Längsschnitt. Komp. Oc. 8, Seibert Apochromat. 2 mm, homogene Immersion. Auf dem feinkörnigen Inhalte sitzt eine Kappe von stark gefärbter Substanz.

Fig. 15. Frontalschnitt durch die Mündung des linken Endschlauches von O. deMani. Chrom-Osmium-Essigsäure, Safranin, Glycerin. Oc. 2, Obj. F. *c*, Cuticula; *z*, Zellen des Endschlauches; *sw*, chitinige Scheidewände, zum Theil etwas gerippt; *hz*, eine der dem Zellstab gegenüberliegenden halbkugeligen Zellen.

Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden.

Von

Charles Manning Child aus Ypsilanti U. S. A.

Mit Tafel XXX und XXXI.

Die dieser Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden in dem Laboratorium des Herrn Geheimrath Leuckart zu Leipzig vorgenommen; ich nehme die Gelegenheit wahr, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer den verbindlichsten Dank für seinen Rath und für die Freundlichkeit, mit der er meine Untersuchungen stets unterstützt hat, auszusprechen. Auch bin ich dem Herrn Dr. Reibisch für die Korrektur der Arbeit in sprachlicher Beziehung zu großem Dank verpflichtet.

Meine Aufmerksamkeit auf das zu beschreibende Organ wurde bei der Untersuchung von Puppenstadien der Culiciden wachgerufen. Wegen der auffallenden Größe und Komplicirtheit des Organs schien mir eine genauere Untersuchung lohnenswerth. Von den Culiciden und Chironomiden ging ich dann zu einer Untersuchung der Musciden über mit der Vermuthung, dass ein homologes Organ bei diesen existire: es hat sich gezeigt, dass diese Vermuthung gerechtfertigt war, denn bei allen untersuchten Formen fand ich im zweiten Antennenglied ein Sinnesorgan, dessen Ähnlichkeit mit dem bei den Nematoceren vorkommenden unverkennbar ist. Außerdem habe ich eine Anzahl Genera anderer Ordnungen auf das Vorhandensein eines derartigen Gebildes untersucht, mit dem Resultat, dass bei allen mit Ausnahme der Orthopteren im zweiten Antennenglied ein Organ sich findet, welches ohne Zweifel dem bei den Nematoceren betrachteten entspricht. Bei den Orthopteren habe ich zwar im zweiten Antennenglied ein Gebilde gefunden, welches offenbar gleichfalls ein Sinnesorgan darstellt, sich aber, wie mir scheint, nicht direkt mit dem behandelten vergleichen lässt und weitere Untersuchungen erfordert.

Ich beabsichtige in dieser Arbeit erstens einen kurzen Überblick über die sich auf das betreffende Organ beziehende Litteratur, zweitens eine genaue Beschreibung des Organs und seiner Entwicklung bei den Culiciden und den Chironomiden, drittens eine kurze Vergleichung mit dem betreffenden Gebilde anderer Formen, und endlich Einiges über seine muthmaßliche Funktion mitzutheilen. Ich habe die Absicht, später die Verbreitung und Struktur des Organs in den verschiedenen Insektenordnungen genauer zu untersuchen und die Resultate dann zusammenzustellen.

Historische Übersicht.

Trotz seiner auffallenden Größe und seines komplicirten Baues bei den Nematoceren und seiner weiten Verbreitung bei anderen Insekten scheint dieses Organ fast unbekannt geblieben zu sein, d. h. wenigstens nicht als das erkannt, was es ist, als Sinnesorgan. Das große Antennenglied wurde natürlich in Abbildungen von Nematoceren immer eingezeichnet, aber es scheint, dass bis zum Jahre 1855 Niemand auf den Gedanken gekommen ist, das Glied näher zu untersuchen, denn die Arbeit von JOHNSTON ('55) ist die erste, in der ich eine Beschreibung gefunden habe.

Wie aus dem Titel seiner Arbeit hervorgeht, betrachtet JOHNSTON das Organ als Gehörorgan und nach einer kurzen Besprechung der älteren Litteratur über Gehörorgane der Insekten geht er zu einer Beschreibung der Antenne über. Es sei gestattet, Einiges aus dieser ersten Beschreibung im Wortlaute wiederzugeben.

»The head of the male mosquito, about 0,67 mm wide, is provided with lunate eyes, between which in front superiorly are found two pyriform capsules nearly touching each other, and having implanted in them the very remarkable antennae.«

»The capsule measuring about 0,21 mm, is composed of a horny substance, and is attached posteriorly by its pedicle, while anteriorly it rests upon a horny ring united with its fellow by a transverse fenestrated band, and to which it is joined by a thin elastic membrane. Externally it resembles a certain kind of lampeshade with a constriction near its middle; and between this inner cup and outer globe there exists a space, except at the bottom or proximal end, where both are united.«

»The space between the inner and outer walls of the capsule, which we term confidently the auditory capsule, is filled with a fluid of moderate consistency, opalescent, and containing minute spherical corpuscles, and which probably bears the same relation to the nerve as does the lymph in the scalae of the cochlea of higher animals. The nerve itself of the antenna proceeds from the first or cerebral ganglion, advances toward the pedicle of the capsule in company with the large trachea which sends its ramifications throughout the entire apparatus, and, penetrating the pedicle its filaments divide into two portions. The central threads continue forward into the antenna and are lost there; the peripheral ones, on the contrary, radiate outwards in every direction, enter the capsular space, and are lodged for more than half their length in sulci wrought in the inner wall or cup of the capsule.«

»In the female the disposition of parts is observed to be nearly the same, excepting that the capsule is smaller.«

An dieser Beschreibung sucht er seine Hypothese über die Funktion des betreffenden Gebildes näher zu begründen. Die langen Haare des Antennenschaftes sollen die Schallschwingungen in der Luft aufnehmen, und diese werden auf den Schaft und so nach der Kapsel übertragen. Die Flüssigkeit im Inneren der Kapsel wird durch die Schwingungen in Bewegung gesetzt, und der in ihr sich ausbreitende Nerv wird hierdurch gereizt. Durch die Größe des Reizes und die dadurch hervorgerufene Höhe der Empfindung wird das Insekt die Intensität des Schalles oder die Entfernung seiner Quelle, durch die Zusammenschwingungen gewisser Gruppen der Haare nach ihrer Länge die Tonhöhe oder Qualität, und weiter durch den Winkel, in welchem die Schwingungen auf die Antenne auftreffen, auch die Richtung der Schallquelle wahrnehmen können.

Dass das Männchen mit besser entwickeltem Gehörorgan ausgestattet ist, wird durch die Thatsache erklärt, dass es das Weibchen bei schwacher Beleuchtung oder in völlig dunkler Nacht Zwecks Begattung aufsuchen muss und hierbei durch den von dem Weibchen herrührenden, summenden Ton geleitet wird. Das Weibchen andererseits bedarf keines so scharfen Gehörsinnes. Er fügt hinzu, dass er zu der Annahme geführt worden sei, dass die Antennen bei dem Weibchen auch als Tastapparate dienen, da sie sehr beweglich, die Palpen aber sehr kurz sind. Bei dem Männchen sollen dagegen die Palpen zum Tasten dienen, und die Antennen ausschließlich als Gehörorgane fungiren.

Weismann ('66) erwähnt das betreffende Organ bei *Corethra*, aber nur in seinen Entwicklungsstadien. Er hat es auch nicht als Sinnesorgan erkannt, sondern nennt es einfach das kugelige Basalglied der Antenne. Die Ergebnisse seiner Untersuchung werden nachher bei der Betrachtung der Entwicklungsgeschichte angeführt.

Der Nächste, welcher sich mit diesem Gegenstand beschäftigt hat, war A. M. **Mayer** ('**74**), fast 20 Jahre nach **Johnston**. Er hat einige Versuche an lebenden Mücken gemacht, indem er dieselben auf einen Objektträger festklebte und verschiedene Stimmgabeln in ihrer Nähe tönen ließ. Er fand, dass die langen Haare auf Töne von verschiedener Höhe gestimmt sind, d. h. auf diese am kräftigsten mitschwingen, und zwar auf Töne in den mittleren und höheren Oktaven eines Klaviers. Auf einen Ton von 512 Schwingungen soll eine Anzahl der Haare am kräftigsten reagiren. Nach genauer Messung der Länge und Dicke der Haare hat er große Modelle aus Holz konstruirt und fand, dass das Verhältnis der Schwingungszahlen annähernd dasselbe war. Seine Versuche bewiesen weiter, dass die größte Mitschwingung stattfindet, wenn die Richtung der Luftschwingungen einen rechten Winkel mit der Längsachse des Haares bildet, dass dagegen keine Mitschwingung stattfindet, wenn die Richtung der Luftschwingungen mit der Längsachse zusammenfällt. In Folge dessen wird das Insekt die Richtung des Schalles wahrnehmen können, indem es bei Empfindung eines Schalles die Antennen so lange dreht, bis die Intensität der Schwingungen in beiden die gleiche ist.

Das Männchen gebraucht dieses Organ wahrscheinlich, um das Weibchen aufzusuchen. Dass die Haare auf verschiedene Töne gestimmt sind, wird dadurch erklärt, dass der von dem Weibchen erzeugte Ton nicht immer von gleicher Höhe ist. Am Schlusse der Arbeit citirt **Mayer** die Ergebnisse von **Johnston** als Bestätigung seiner eigenen Versuche.

1890 hat C. H. **Hurst** ('**90a**) den Bau und Einiges aus der Entwicklung dieses sog. Gehörorgans bei *Culex* beschrieben, aber in sehr ungenauer Weise. Die Epidermis an der Basis der Larvenantenne wird »telescoped«, d. h. in den Kopf eingestülpt und bildet die Anlage der Imaginalantenne. Die Differenzirung der verschiedenen Theile beginnt schon in der Larve. Bei der Verpuppung geht dieses »telescoping« zum größten Theil wieder verloren. Ein Abschnitt desselben bleibt jedoch als das große halbkugelige Basalglied der Antenne bestehen. In dem Imago sind die Antennen der beiden Geschlechter verschieden. Die des Männchens sind mit langen Haaren besetzt, während bei dem Weibchen nur kurze, minder zahlreiche Haare vorhanden sind. Das Basalglied ist bei beiden vergrößert und bildet einen fast halbkugelförmigen Becher mit kleiner Einhöhlung und dicken Wänden. Der Antennenschaft entspringt in der Mitte dieses Bechers, und der aus Chitin gebildete Boden der Höhlung wird durch radiäre Verdickungen verstärkt. Bei dem Weibchen ist der Rand des Bechers eingeschlagen, so dass die Öffnung noch kleiner ist als die darunter liegende Höhlung. Bei dem Männchen ist dieser Vorgang weiter fortgeschritten, und der Rand ist bis zum Boden eingeschlagen, und die Wände der Becherhöhlung werden durch ein »concave double disc« vertreten, deren zwei Lamellen mit einander verwachsen sind, so dass sich bei dem Männchen ein Äquivalent der Höhlung des Weibchens nicht findet. Im Inneren des Basalgliedes treten nach Hurst folgende Elemente auf, erstens unter der Chitinhülle der Außenwand die Hypodermis, zweitens eine Schicht von Zellen ganglιöser Natur, welche an der Basis des Bechers ihre größte Dicke erreicht und in Kontinuität mit den Antennenlappen des Cerebralganglions steht, und drittens eine doppelte, vielleicht dreifache Schicht von langen stäbchenartigen Zellen, die in radiärer Anordnung um die Mitte des Bechers liegen. Diese Bestandtheile bilden einen dicken Ring um den Becher und werden an seiner Basis von dem den Antennenschaft versorgenden Nerv durchbohrt.

Das Basalglied wird von einem sehr großen, aus dem ventralen Theile des Cerebralganglions entspringenden Nerv versorgt. Der andere, in den Antennenschaft verlaufende Nerv nimmt seinen Ursprung ebenfalls aus dem Cerebralganglion, jedoch getrennt von dem des Basalgliedes. Der große Nerv theilt sich nach dem Eintritt in das Organ und schickt Faserbündel in die Ganglienschicht, andere zwischen dieser und der Stäbchenschicht, und eine dritte Gruppe nach der Innenfläche der Stäbchenschicht, welche letztere kleine runde, zwischen der Stäbchenschicht und der Basis des Schaftes liegende Zellen versorgt. Alle die Zellenschichten sind epidermalen Ursprungs. Die Zellen der Ganglienschicht liegen in Kontinuität mit den Zellen des Cerebralganglions. Ob dies durch den gemeinsamen epidermalen Ursprung beider oder durch eine Zellenwanderung vom Cerebralganglion aus zu erklären ist, lässt sich schwer bestimmen. Die Zellen der Ganglienschicht des Organs aber sind den Zellen der inneren Augenlappen ähnlicher als denen des Cerebrallappens.

Hurst ('90b) hat in demselben Jahre in einer zweiten Arbeit über *Culex* Einiges über das »Gehörorgan« geschrieben, welches meistens mit den Ergebnissen der ersten Arbeit übereinstimmt. Nur die folgenden Punkte verdienen besonders hervorgehoben zu werden. Bei dem Männchen setzen sich die Verdickungen von dem Boden des Bechers aus über den Rand dieses scheibenförmigen »Tympanum« als feine steife Fortsätze fort. Die Stäbchenzellen liegen in Reihen hinter einander, und ihre Enden kommen als feine Filamente zwischen die von dem »Tympanum« ausgehenden Fortsätze zu liegen, um mit dem auf der Innenwand des Bechers liegenden Theil der Ganglionschicht in

Verbindung zu treten. Ein Nervenstrang verläuft zwischen den inneren Enden der Stäbchenzellen in unmittelbarer Nähe des Tympanum. In Bezug auf die Funktion des Organs citirt Hurst die Versuche von Mayer und schließt sich der zuerst von Johnston vorgeschlagenen Hypothese an. Die Haare, der Schaft, und das Tympanum mit seinen Fortsätzen gerathen in Schwingung. Durch die Schwingungen der Tympanalfortsätze werden die dazwischen liegenden Enden der Stäbchenzellen gereizt. Auch erwähnt er die Thatsache, dass nach Landois ('66) der durch den Stimmapparat des Weibchens erzeugte Ton eine Schwingungszahl von annähernd 512 besitzt. Diese Zahl stimmt also mit derjenigen überein, welche nach den Versuchen von Mayer die energischste Schwingung der Haare veranlasst.

In einem dritten Aufsatz, in dem Hurst (**'90c**) nochmals die Ergebnisse seiner Untersuchungen über *Culex* behandelt, finden sich in Bezug auf die Antennen keine von den eben angeführten abweichenden Angaben, so dass hier nicht näher auf dieselbe eingegangen zu werden braucht.

Ich habe keine weitere Erwähnung dieses Organs in der Litteratur finden können. Die Forscher auf diesem Gebiet haben sich, wie es scheint, mit den Theilen der Antenne beschäftigt, welche die verschiedenartigen Poren, Kegel, Borsten etc. aufweisen, und so blieb dieses zweifellos weit verbreitete, und für das Leben der Insekten wichtige Sinnesorgan unbeachtet. Wenn man bedenkt, dass es sich bei manchen Insekten nicht von außen, sondern nur auf Schnitten erkennen lässt, und dass es bei geknickten Antennen in dem kleinen, zwischen dem Schaft und dem muskeltragenden Basalglied nicht weit von der Basis der Antenne gelegen ist, so ist dies nicht sehr zu verwundern. Eine Kritik der Ergebnisse der citirten Arbeiten werde ich nach der Mittheilung meiner eigenen Befunde anschließen. Nach seinem ersten Beobachter möchte ich das Organ als Johnston'sches Organ bezeichnen.

Präparationsmethoden.

Ehe ich zur Beschreibung der Struktur des Johnston'schen Organs übergehe, möchte ich kurz die verschiedenen Präparationsmethoden besprechen, die ich angewendet habe. Die Imagines und Jugendstadien der Nematoceren wurden meistens in eine Lösung von Sublimat in 50%igem Alkohol ½ bis 3 Stunden fixirt, hierauf sorgfältig in 50%igem Alkohol ausgewaschen, und zuletzt allmählich in 70%igen Alkohol übergeführt. Beim Einwerfen in die Sublimatlösung wurde das Insekt gewöhnlich durch den Thorax geschnitten, oder der Körper etwas zerquetscht, um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeit zu bewirken. Die Resultate waren hierbei stets zufriedenstellend: die Theile werden fast ohne jede Schrumpfung fixirt, und das Präparat lässt sich mit den gewöhnlichen Farbstoffen gut tingiren. Trotz des schnellen Fixirens schadet es den Präparaten sehr wenig, wenn sie längere Zeit in der Fixirlösung bleiben. Als Färbmittel wurde die Hämatoxylinlösung von DELAFIELD und die von EHRLICH, wie auch wässerige Boraxkarminlösung mit gutem Erfolg angewendet. Die besten Resultate erzielte ich aber mit einer Alaunhämatinlösung und in einzelnen Fällen mit einer Nachfärbung durch Eosin. Ich habe in toto und im Schnitte gefärbt mit Bevorzugung der letzteren Methode für histologische Zwecke. Als Macerationsmittel zur Isolirung der nervösen Endorgane habe ich mit gutem Erfolg Chromsäure in $^1/_{50}$%iger bis $^1/_{20}$%iger Lösung angewandt. Die verdünnte Lösung mit längerer (vier bis fünf Tage) Maceration hat die besten Resultate geliefert. Nach der Maceration wurden die Präparate in Wasser ausgewaschen und zunächst in DELAFIELD's Hämatoxylinlösung oder Alaunhämatinlösung in toto gefärbt; nach der Färbung und nochmaliger Auswaschung auf einem Objektträger mit etwas verdünntem Glycerin gebracht, und die einzelnen Theile durch leises Klopfen auf das Deckglas isolirt. Meine Schnitte wurden meistens in einer Dicke von 5 μ geschnitten, einige aber nur 3 μ, mit Eiweißlösung aufgeklebt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Zur Untersuchung der etwas durchsichtigen Larven in toto habe ich alkoholische Boraxkarminlösung mit nachfolgender Ausziehung mittels Säurealkohols und Aufhellen mit Nelkenöl gebraucht. Bei den bis jetzt untersuchten Insekten habe ich Methoden zur Erweichung des Chitins nicht angewendet. Bei den Mücken ist die Chitinschicht so dünn, dass es möglich ist gute Schnitte bei gewöhnlicher Paraffineinbettung anzufertigen. Bei einigen anderen Formen habe ich sehr hartes Paraffin oder auch Celloidin mit gutem Erfolg verwendet.

Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte.

Mochlonyx culiciformis.

I. Männchen.

Da das behandelte Gebilde bei allen von mir untersuchten Culiciden fast genau denselben Bau besitzt, so gebe ich eine genaue Beschreibung desselben nur bei einer Art.

Beim Männchen fallen die großen buschigen Antennen sofort in die Augen. Die Antenne ist ungefähr 1,6 mm lang und besteht nach den gewöhnlichen Angaben aus 15 Gliedern, deren 14 einen langen

Schaft bilden, während das als Basalglied bezeichnete eine becherförmige Gestalt aufweist. Wie aus der folgenden Untersuchung hervorgeht, besteht die Antenne aber thatsächlich aus 16 Gliedern. Das eigentliche Basalglied ist ringförmig und dient den Antennenmuskeln als Ansatzstelle (Taf. XXX, Fig. 1 *C*). Die zwei letzten Glieder des Schaftes erreichen zusammen eine Länge von ungefähr 0,6 mm, während die anderen kurz und von ziemlich gleicher Länge sind. Am distalen Ende jedes dieser 12 letzten Glieder befindet sich ein Kreis von 30 bis 40 langen steifen Haaren. Die beiden Endglieder besitzen auch an ihrer Basis einen Kreis von Haaren und sind außerdem mit kurzen unregelmäßig zerstreuten Haaren versehen. Die Haare der proximalen Glieder des Schaftes erreichen eine Länge von 0,7 mm, während die der distalen Glieder etwas kürzer, etwa 0,6 mm, und die der letzten zwei Glieder nur 0,2—0,3 mm lang sind. Außer diesen Haaren ist die Oberfläche des Schaftes besonders vor jedem Haarkreis mit kleinen Borsten besetzt.

Das becherförmige zweite Glied ist 0,15 mm lang und 0,25 mm breit. Die Höhlung des Bechers, worin der Schaft festsitzt, misst 0,08 mm im Durchmesser und ist 0,05 mm tief. Die äußere Fläche des Gliedes ist dicht mit sehr kleinen und außerdem noch mit wenigen größeren Borsten besetzt. Dieses Glied sitzt dem ringförmigen, in der Vorderfläche des Kopfes verborgenen Glied auf, so dass die Bewegung der ganzen Antenne durch die hier angebrachten Muskeln bewirkt wird.

Dieses zweite Glied ist es, welches das betreffende Sinnesorgan, das Johnston'sche Organ, enthält, ein Organ von mächtiger Entwicklung und sehr komplicirtem Bau (Taf. XXX, Fig. 1), besonders bei dem Männchen. Wie oben erwähnt, sitzt der Schaft der Antenne (Taf. XXX, Fig. 1 *C''*) in der Mitte einer mit radiären Verdickungen der Cuticula gestreiften Platte (Fig. 1 *P*, 2 *P*), die den Boden der becherförmigen Einsenkung der distalen Fläche des Gliedes bildet. Durch eine Öffnung in der Mitte derselben dringen der Tracheenstamm und die Nerven (Fig. 1 *N'' T*) in den Schaft der Antenne ein. Um die Basis des Schaftes ist die Platte 0,01 mm dick, nach der Peripherie wird sie jedoch etwas dünner, dann wieder dicker. Dabei biegt sie sich nach vorn um und tritt in Verbindung mit dem die Seiten der becherförmigen Einsenkung auskleidenden Chitin. Diese Platte hat also von vorn gesehen die Form einer flachen radiär gestreiften Schale mit einer Öffnung in der Mitte. Von der Peripherie dieser Schale entspringen in ihrem ganzen Umkreis in seitlicher Richtung 70 bis 90 0,03—0,05 mm lange, feine, sich allmählich nach vorn biegende Chitinfortsätze (Fig. 1 *A*, 2 *A*), die in später zu erörternder Weise als Ansatzstellen für die nervösen Endorgane dienen. Die Fortsätze nehmen ihren Ursprung nicht von der Oberfläche der Platte aus, sondern tief in ihrer Substanz, was durch die Thatsache bewiesen wird, dass in einem Schnitt durch diesen Theil der Platte in der Richtung von vorn nach hinten die Querschnitte der Fortsätze sich als kleine, stärker lichtbrechende Kreise (Fig. 3 *A*) in der umgebenden Masse der Plattensubstanz erkennen lassen. Die Platte ist aus Cuticularsubstanz gebildet, und ihrer hinteren Seite liegt eine dicke Schicht von Hypodermiszellen (Fig. 1 *H'*) auf. Gegen die verschiedenen Farbstoffe verhält sich die Platte ganz wie die zwischen den Antennengliedern sich findenden Gelenkhäute; aus diesem und anderen unten zu erwähnenden Gründen ist sie aller Wahrscheinlichkeit nach nicht als ein besonderes Glied der Antenne, sondern einfach als Gelenkhaut zu betrachten.

Die Oberfläche des Gliedes sowohl wie die Seiten der becherförmigen Einsenkung, die auch bis zu den Rändern der Platte der Oberfläche angehören, wird durch eine 0,005—0,008 mm dicke Chitinschicht (Fig. 1 *C'*) gebildet. Am vorderen Rande des Bechers (Fig. 1) wird die Höhlung durch Verdickung des Chitins etwas verengt. Auch an der Basis des Gliedes, die zur Insertion der die Antenne bewegenden Muskeln dient, ist das Chitin etwas verdickt. Unter der Chitinschicht liegt die im Imago meistens aus sehr kleinen Zellen bestehende Hypodermisschicht (Fig. 1 *H*).

Von der Chitinhülle durch einen engen Raum getrennt, findet sich eine 0,02—0,04 mm dicke Ganglienzellenschicht (Fig. 1 *G*)[1] aus fast runden, undeutlich umgrenzten, ungefähr 0,005 mm großen Ganglienzellen bestehend, welche verhältnismäßig große Kerne besitzen. An Macerationspräparaten erkennt man, dass von den Zellen feine protoplasmatische Ausläufer ausgehen (Fig. 5 *G*). Durch diese feinen, wahrscheinlich mit einander in Verbindung stehenden Fasern hat bei schwacher Vergrößerung diese Schicht den Anschein einer fast homogenen, dicht mit Kernen erfüllten Masse.

Noch weiter nach innen zwischen den Ganglienzellen und den Endorganen liegt eine 0,005—0,007 mm dicke Schicht von nach zwei Richtungen verlaufenden Fasern (Fig. 1 *F*, 4 *F*). Die einen verbinden die Ganglienzellen mit den Endorganen, die anderen kreuzen diese rechtwinkelig von hinten nach vorn; es sind dies aus dem großen Antennennerv entstammende Fasern, welche mit den Ganglienzellen in Verbindung treten. Am hinteren Theile der Ganglionschicht lässt sich die Stelle erkennen, wo dieser Nervenstrang die Zellenlage durchsetzt (Fig. 1 *N'*). Bemerkenswerth ist hierbei, dass die Nervenfasern, die den größeren Theil der Zellenschicht versorgen, zwischen dieser und den Endorganen liegen, anstatt, wie im hinteren Abschnitt, auf der äußeren Seite der Schicht. Der kleinere, in der hinteren Hälfte des Organs liegende Theil der Ganglienzellen (Fig. 1 *G'*) tritt meistens mit direkt von dem Nerv ausgehenden Fasern in Verbindung.

---

[1] In Bezug auf die Zellen sind meine Zeichnungen schematisch. Ich habe nicht versucht die feinen Fortsätze einzuzeichnen.

Dieser Theil des Organs enthält nur die Zellen und Nervenfasern, die sich in dem Ganglion jedes aus mehreren Elementen zusammengesetzten Sinnesorgans finden, und zwar sind sie in diesem Falle mit den Elementen des optischen Ganglions desselben Thieres sehr ähnlich. Die Zellen desselben weisen dieselbe Größe auf und scheinen auch durch ein protoplasmatisches Fasernetz mit einander in Verbindung zu stehen.

Mehr differenzirt sind die eigentlichen Endorgane, die den Rest der den Innenraum der Chitinkapsel ausfüllenden nervösen Elemente bilden (Fig. 1 *St*, 4 *St*). Dieselben liegen nach innen von der Faserschicht und bestehen aus einer großen Anzahl kleiner, dünner, stäbchenartiger Gebilde, welche sich nur in isolirtem Zustande nach der Maceration deutlich erkennen lassen. Ein solches Stäbchen (Fig. 5) ist 0,04 bis 0,05 mm lang, 0,002—0,003 mm im Durchmesser an der Basis und repräsentirt einen sehr spitzen Kegel, an dem sich seitlich gewöhnlich zwei ovale, 0,005—0,008 mm lange chromatinreiche Kerne finden, und zwar ein basaler und ein nach der Spitze zu gelegener. Im Querschnitt (Fig. 6) liegt der Kern, vielleicht von einer dünnen Protoplasmaschicht überzogen, auf der Oberfläche des Stäbchens, das von demselben mehr oder minder umschlossen wird. Das Stäbchen geht allmählich an seiner Basis in einen durch die Faserschicht nach den Ganglienzellen verlaufenden Faden (Fig. 5 *F*) über. Der Körper des Stäbchens selbst verhält sich gegen Farbstoffe wie ein Zellkörper, scheint aber von festerer Konsistenz zu sein und zeigt in Macerationspräparaten öfters die Neigung sich von der Spitze aus in zwei oder drei Fasern zu spalten. Die Ontogenie beweist, dass die Stäbchen aus den Zellkörpern gebildet werden. Die Stäbchen hängen oder sitzen mittels ihrer Spitzen den Chitinfortsätzen der oben beschriebenen centralen Platte an (Fig. 1 *A*), und zwar meistens an der hinteren Seite. Wie durch die Maceration bewiesen wird, ist diese Verbindung eine sehr feste, denn manchmal lassen sich auf den Fortsätzen die Spitzen der Stäbchen noch erkennen, während der größte Theil schon abgerissen ist. Durch ihre schlanke Form und dichte Lage kommt die radiäre Anordnung zu Stande. Im Längsschnitt (Fig. 1 *St*) entsprechen sie ziemlich genau den Radien eines Kreises, dessen Mittelpunkt etwas vor dem Chitinfortsatz gelegen ist. In einem Querschnitt durch das Vorderende der Fortsätze erkennt man, dass die Stäbchen (Fig. 4 *St*) in den Fortsätzen entsprechende Gruppen getrennt sind, zwischen denen ungefähr durch die Hälfte ihrer Länge enge Zwischenräume (Fig. 4 *V*) existiren, die wahrscheinlich im Leben mit Blut gefüllt sind. In jeder Gruppe liegen die Stäbchen dicht an einander, und jede besitzt im Querschnitt mehrere Stäbchen. An den den Zwischenräumen zunächst liegenden Stäbchen befinden sich die Kerne näher der Spitze des Stäbchens als an den anderen, und diese liegen auf der Oberfläche der Gruppe und begrenzen die Zwischenräume, so dass, in einem quer durch die Gruppen geführten, die Stäbchen ungefähr in der Mitte ihrer Länge treffenden Schnitt, man die Stäbchen und ihre Kerne als alternirende Schichten sieht: eine doppelte Schicht Kerne durch einen engen Zwischenraum getrennt und eine mehrfache Schicht Stäbchenkörper etc. An ihrem Basaltheil lassen sich die Gruppen nicht mehr von einander unterscheiden (Fig. 4).

Der Antennennerv entspringt an dem vorderen ventralen Theil des Cerebralganglions auf beiden Seiten als großer mit Ganglienzellen durchsetzter Nervenstamm. Er ist bei seinem Eintritt in die Antenne beinah 0,1 mm im Durchschnitt (Fig. 1 *N*). Nach dem Eintritt in das zweite Glied breitet er sich nach allen Seiten aus und giebt in dem ganzen Umkreis des Organs nach der Ganglienschicht Fasern (Fig. 1 *N'*) ab, die gewissermaßen einen Trichter bilden, dem die nervösen Theile des Sinnesorgans aufsitzen. Diese Fasern treten durch die Ganglienzellenschicht hindurch und setzen sich in die Faserschicht (Fig. 1 *F*) fort, welche im vorderen Abschnitt des Organs die Ganglienzellen von den Stäbchen trennt. Dieser Trichter wird durch eingelagerte Ganglienzellen unvollständig in Faserstränge getrennt. Andere Fasern verlaufen direkt nach dem hinteren Theil der Ganglienzellenschicht, und aus der Mitte des Trichters entspringen zwei dünne Faserstränge, die nach vorn durch die Öffnung in der centralen Platte in den Schaft der Antenne verlaufen (Fig. 1 *N''*).

Das Tracheensystem ist etwas komplicirt und sehr variabel. Im Allgemeinen wird die Antenne von einem großen Tracheenstamm versorgt, der auf jeder Seite des Kopfes verläuft (Fig. 7 *A*). Dieser giebt gewöhnlich einen Ast (Fig. 7 *B*) ab, welcher, nach der medianen Seite des Antennennervs übergehend, in die Antenne eintritt und in seinem Verlaufe eine Anzahl Zweige (Fig. 7 *D*) an den großen Nerv abgiebt. Ein anderer etwas größerer Stamm (Fig. 7 *C*) verläuft auf der lateralen Seite des Nervenstammes als Fortsetzung des Hauptstammes, giebt wahrscheinlich auch Äste an den Antennennerv ab und lässt sich auch in die Antenne hinein verfolgen. An der Basis des zweiten Gliedes theilen sich beide Stämme in mehrere Äste; einige von ihnen (Fig. 7 *F*) verlaufen zwischen der Ganglienschicht und der Hypodermis und theilen sich weiter, während andere den »Nerventrichter« durchsetzen (Fig. 7 *E*, *G*) und die mittleren Theile des Organs versorgen. Wenigstens einer von diesen (Fig. 7 *G*) setzt sich durch die Öffnung der centralen Platte in den Schaft der Antenne fort.

Unter der centralen Platte findet sich ein Raum, worin die Tracheen und die Nervenstränge des Antennenschaftes verlaufen. Dieser Raum wird nach den Seiten von dem »Nerventrichter« der Ganglienzellenschicht und den Stäbchen, sowie von einigen weniger differenzirten Zellen (Fig. 1 *W*) eingeschlossen, die Übergangsstadien zwischen den Stäbchenzellen und der unter der Platte liegenden Hypodermis (*H'*) repräsentiren; nach vorn ist der Hohlraum von der Platte und der zugehörigen Hypodermalschicht begrenzt. Er steht durch die Öffnung in der Platte mit dem Innenraum des Schaftes, sowie mit den radiären Räumen zwischen den Stäbchengruppen, folglich auch mit dem äußeren Raum zwischen Hypodermis und Ganglienzellenschicht in Verbindung und ist im Leben mit Blutflüssigkeit gefüllt.

Das Wesentliche unter den Elementen dieses mächtig entwickelten Sinnesorgans sind also die Stäbchen, die, wie unten ausführlicher gezeigt werden soll, modificirte Hypodermiszellen sind. Die auffallende Größe des Organs und die gewaltige Zahl der empfindenden Endelemente, sowie der große Nervenstamm in unmittelbarer Verbindung mit dem Cerebralganglion weisen auf eine für das Leben des Insektes oder der Erhaltung der Art sehr wichtige Funktion hin.

Die Entwicklungsgeschichte dieses Gebildes hängt selbstverständlich mit der Entwicklungsgeschichte der Antenne selbst zusammen. Weismann ('66) hat die Entwicklung der Antenne bei *Corethra plumicornis* untersucht und, da dieselbe bei *Corethra* und *Mochlonyx* in manchen Beziehungen übereinstimmt, erscheint es rathsam, hier aus seiner Arbeit das Wichtigste über die Entwicklung der Imagialantenne anzuführen.

»Die Entstehung der Fühleranlage fällt in die Zeit zwischen vierter Häutung und Verpuppung und geschieht durch Duplikaturbildung der Hypodermis von der Spitze des Stirnfortsatzes aus.«

»Kurz nach der vierten Häutung bemerkt man eine ringförmige, wulstige Wucherung der Hypodermis rund um die Spitze des Stirnfortsatzes herum, welche sehr bald sich als eine Duplikatur zu erkennen giebt (Taf. III, Fig. 18). Es entsteht ein nach vorn und hinten offener cylindrischer Schlauch mit doppelten Wänden, der den Antennennerv in sich einschließt. An der unteren Wand sind die beiden Blätter der Duplikatur von Anfang an deutlich, an der oberen treten sie erst später klar hervor, indem das äußere Blatt sich nicht sogleich lostrennt von der dicht darüber liegenden Hypodermis des Stirnfortsatzes. Später erst erfolgt die Trennung durch Bildung einer Längsspalte, allein auch dann nicht vollständig, sondern so, dass an dem hinteren Rand der Einstülpung, also an der Übergangsstelle des äußeren in das innere Blatt eine Verbindung mit der Hypodermis des Stirnfortsatzes in Gestalt eines Bandes bestehen bleibt. Ich bezeichne dasselbe, der eigenthümlichen Rolle halber, die es bei dem Bildungsprocess der Antennen spielt, als Gubernaculum (*gb*) der Antenne. Seine Funktion lässt sich der des Gubernaculum testis beim Menschen vergleichen, nur dass dort durch eine Verkürzung des leitenden Bandes das Herabsteigen des Hodens in den Leistenkanal bewirkt wird, hier aber das Band ohne sich zu verkürzen selbst beweglich ist und langsam nach hinten fortrückend der in derselben Richtung vorwachsenden Antennenanlage den Weg zeigt.«

»Während der Antennenschlauch in die Länge wächst, macht sich sehr bald ein bedeutender Unterschied zwischen dem inneren und äußeren Blatt bemerklich. Letzteres wird immer dünner, es scheint fast nur mechanisch in die Länge gezogen zu werden, ohne noch aktiv zu wachsen, während das innere Blatt dick bleibt und seine der Umschlagsstelle zunächst liegende Partie sogar bedeutend anschwillt und einen ringförmigen Wulst gerade an dem Ansatzpunkt des Gubernaculum darstellt.«

»Wie die weitere Entwicklung lehrt, entsteht aus dem inneren Blatt die Antenne selbst, aus seiner Anschwellung das Basalglied derselben, während das äußere Blatt an der Bildung der Antenne selbst gar keinen Antheil nimmt, sondern lediglich dazu bestimmt ist die dünne einer strukturlosen Haut fast ähnliche, aber mit zerstreuten Kernen besetzte Hülle der Antennenanlage zu bilden.«

»Die Verdickung des inneren Blattes zur Basalscheibe geschieht derart, dass die Ebene der Scheibe nicht senkrecht auf den Schlauch zu stehen kommt, sondern schräg; wie oben erwähnt, zieht ein Stück des Schlauches über die äußere Fläche der Scheibe hin, um sich in ihrem Centrum zu inseriren, und die frühere hintere Öffnung kommt auf die innere Fläche zu liegen und verengt sich zugleich sehr bedeutend, so dass nur ein enger Kanal offen bleibt zum Durchtritt des Nerven (Taf. IV, Fig. 27).«

»So verhält es sich schon, wenn das Basalglied in der Mitte zwischen der Spitze des Stirnfortsatzes und dem Gehirn angekommen ist.«

»Sobald die Antennenanlage ihre definitive Stellung eingenommen hat, lässt sich das kurz vorher noch ziemlich mächtige Gubernaculum nicht mehr erkennen, was theils von einer Schrumpfung desselben, theils wohl auch von seiner Lage dicht vor den von gelben Pigmentzellen umgebenen Levatores pharyngis herrührt.« (WEISMANN, l. c. p. 47 und 48.)

Bei der Umwandlung in das Puppenstadium soll, wie WEISMANN meint, die Hypodermis der oberen Theile des Stirnfortsatzes ganz verschwinden, und das Gubernaculum »schon im Voraus eine Verwachsung der Antennenbasis mit dem Theile des Kopfgewölbes herstellen, der später zur Stirn der Mücke wird«. Er erwähnt daneben jedoch eine zweite Möglichkeit, die dahin geht, dass die Hypodermis sich bis an die Basis der Antenne unter gleichzeitiger Schrumpfung zurückstreift.

Die Entwicklung der Imaginalantenne von *Mochlonyx* folgt im Allgemeinen demselben Schema. Die erste Anlage findet sich bald nach der letzten Larvenhäutung oberhalb der Basis der Larvenantenne als eine gleichfalls ringförmige Wucherung und wächst, den Antennennerv in sich einschließend, in den Kopf zurück. Sehr bald kann man das äußere und innere Blatt von einander unterscheiden. Das äußere (Taf. XXX, Fig. 8 *O*) ist sehr dünn, während das innere (*S*) einen dickwandigen Schlauch darstellt, dessen Lumen den Antennennerv (*N*) und einige langgestreckte Zellen enthält; der Antennennerv verläuft durch eine Öffnung im Vorderende des Schlauches in die Larvalantenne hinein[1]. In diesem Stadium erscheinen die Zellen ganz ähnlich denen der schlauchförmigen Extremitätenanlagen. Sie sind länglich, nicht scharf begrenzt und mit deutlichen Kernen versehen[2]. Die schematische Abbildung Fig. 20 (Taf. XXX) zeigt ungefähr die Lage und Gestalt der Antennenanlage in diesem Stadium.

Bald nachher erscheint am hinteren Ende der Einstülpung eine ringförmige Anschwellung, die sich im Längsschnitt des Antennenschlauches als eine aus zwei Falten bestehende Bildung des inneren Blattes zu erkennen giebt (Fig. 9)[3]. Aus der Falte *E* entstehen die Ganglienzellen, und die Stäbchen des entwickelten Organs, denen sich später auch der Chitinfortsatz an der durch *R* bezeichneten Stelle hinzugesellt. Der Theil *B* verschwindet während der Entwicklung, während der Theil *D* die Hypodermisschicht des zweiten Gliedes bildet. Im inneren Blatt sind die Zellen in reger Theilung begriffen, wie durch die Häufigkeit karyokinetischer Figuren erkennbar ist. Ihre Größe ist 0,003—0,005 mm.

---

[1] Die Schnittebene der Fig. 8 liegt etwas oberhalb dieser Öffnung.

[2] In den Abbildungen der Entwicklungsstadien sind die Zellen schematisch gezeichnet.

[3] Wegen der Deutlichkeit ist Fig. 9 etwas schematisirt. Die Falten liegen in Wirklichkeit etwas dichter zusammen als hier gezeichnet.

Der Schaft der Antenne wächst immer weiter in die Länge, seine Basis wird aber nicht wie bei *Corethra* durch ein Gubernaculum in den Kopf zurückgezogen und eingestülpt, sondern bleibt im Vordertheil des Kopfes. In Folge des Längenwachsthums des Schaftes wird er, wenn seine Basis nicht weit in den Kopf zurückgezogen wird, in verschiedenen Richtungen gekrümmt und gebogen. Die Falten des zukünftigen zweiten Gliedes haben sich währenddessen etwas umgebildet. Die beiden Seiten der Falte *E* (Fig. 10) haben sich an einander gelegt, und die Zellen sich etwas differenzirt; sie sind vermehrt und größer geworden als die anderen (0,005—0,007 mm), auch mehr oder minder in Strängen zusammengruppirt und erscheinen unvollständig von einander getrennt. Die Zellenmasse *B* (Fig. 10) ist einschichtig geworden, und die Falte *D* hat sich weiter vertieft. In dem zunächst darauf folgenden Stadium (Fig. 11) ist die Anlage schon bedeutend größer. Die Zellen *E* haben sich getheilt und liegen in radiären von dem Punkt *R* ausgehenden Strängen. Mit diesem Stadium beginnt eine eigenthümliche, durch die Verkürzung des Theiles *B* verursachte Umdrehung der ganzen Zellenmasse, wodurch schließlich der Punkt *R* an die Basis des Antennenschaftes verlegt wird. Hierdurch, sowie durch die immer zunehmende Größe der Zellenmasse *E*, ist das verdickte Ende des inneren Blattes (*D*) nach der Peripherie der Scheibe gedrängt worden. Die Anlage (*H*) der Hypodermis des zweiten Gliedes ist meistens einschichtig.

In Fig. 12 ist die Umdrehung noch weiter vorgeschritten, und die Differenzirung der Zellen in Stäbchenzellen (*St*) und Ganglienzellen (*G*) ist schon deutlich zu erkennen. Die Stäbchenzellen sind kleiner und mehr in die Länge gestreckt als die Ganglienzellen. Die Hypodermisschicht (*H*) ist jetzt in ihrer ganzen Länge einschichtig, und das äußere Blatt ist sehr dünn.

Der Schaft der Antenne wird indessen länger und bildet eine oder zwei Schlingen. Die schematische Fig. 21 (Taf. XXXI) lässt die Lage des Schaftes *A* und des zweiten Gliedes *S* erkennen. Die scheibenförmigen Anlagen des zweiten Gliedes liegen in vertikalen Ebenen, die auf jeder Seite einen Winkel von 40—45° mit der Längsachse des Körpers bilden. Diese Lagerung findet regelmäßig statt. Bisweilen kommen durch den Druck gegen die Kopfhaut oder gegen die anderen, im Inneren des Kopfes gelegenen Organe verursachte Deformirungen der Zellenmasse vor, wodurch die Scheibe eine etwas ovale Gestalt erhält, oder die Umdrehung auf einer Seite etwas verlangsamt wird.

Diese Unregelmäßigkeiten verschwinden mit dem Eintritt in das Puppenstadium.

In Fig. 13, welche nach einer Larve kurz vor der Verpuppung gezeichnet ist, hat das zweite Glied schon annähernd seine definitive Gestaltung erreicht. Die Umdrehung ist vollendet, die Zellenmasse, besonders deren vorderer Theil, hat noch weiter an Größe zugenommen, die Stäbchen und Ganglienzellen sind sehr deutlich differenzirt. Die Zellen *A*, welche den Chitinfortsatz absondern, sind erkennbar, und Nervenfasern (*N'*) stehen mit der Ganglienmasse in Verbindung. Das äußere Blatt zeigt eine Verdickung (*M*), die erste Anlage der Muskeln des ersten Antennengliedes, welche durch das mit dem Eintritt in das Puppenstadium sich vollziehende Hervortreten der Antenne, sowie durch eine Verkürzung des äußeren Blattes, in ihre definitive Stelle verlegt wird.

Fig. 14 stellt die Verhältnisse bei einer eben ausgeschlüpften Puppe dar. Hier sind die Stäbchenzellen stark in die Länge gezogen und 0,006—0,008 mm lang, während die Ganglienzellen nur 0,003 bis 0,005 mm messen; die Hypodermis des Antennenschaftes ist einschichtig und mit der Hypodermis des zweiten Gliedes von einer gemeinschaftlichen Chitinabsonderung bedeckt. Das äußere Blatt (*O*) ist sehr verkürzt, und die Anlage des Basalgliedes nimmt an Größe zu. Die Lage der ganzen Antenne ist ebenfalls verändert. Das Hervortreten hat stattgefunden, das zweite Glied sitzt der Stirn des Imaginalkopfes auf, und die Antenne ist nach der Seite und nach rückwärts umgeschlagen.

Während des Puppenstadiums (Fig. 15) verlängern sich die Stäbchenzellen (*St*) noch mehr und bilden die Stäbchen, indem gewöhnlich zwei mit einander verschmelzen. Diese treten mittels der Fasern mit den Ganglienzellen in Verbindung. Es erscheint wahrscheinlich, dass bisweilen ein Stäbchen aus einer Zelle gebildet wird, und an Macerationspräparaten kommen Stäbchen mit nur einem Kern vor (Taf. XXX, Fig. 5). Ob diese ursprünglich nur einen besessen haben, oder ob der andere gewaltsam losgelöst worden ist, bin ich nicht im Stande zu entscheiden. Die Chitinfortsätze werden gebildet, der Antennennerv (*N*) erreicht in kurzer Zeit seine definitive Größe, der Strang (*N'*) drängt durch die Ganglienmasse hindurch und setzt sich in die Faserschicht *F* fort. An der Basis des Antennenschaftes wird die Platte (*P*) gebildet, indem auf der äußeren Seite des Schaftes eine Cuticularabsonderung auftritt, welche durch eine Verengerung des Lumens des Schaftes in ihre definitive Lage gebracht wird. In der Fig. 15 ist dieser Vorgang halb vollendet. Die Chitinhülle (*C*, *C'*, *C''*) wird ziemlich fest und trägt von nun an kurze Borsten, während das Basalglied allmählich seine definitive Lage erreicht. In dem ganzen Organ findet während der letzten Hälfte des Puppenstadiums eine auffallende Größenzunahme statt: mit der Abstreifung der Puppenhaut hat das Organ seine Entwicklung vollendet.

Über die Entwicklung der Stäbchen möchte ich noch ein paar Worte hinzufügen. In den frühesten Stadien der Entwicklung sind, wie oben erwähnt, die Stäbchenzellen den Ganglienzellen scheinbar gleich. Später aber differenziren sie sich, indem der Zellkörper zusammen mit dem Kerne in die Länge gezogen wird. Gleichzeitig nimmt der Zellkörper an Größe zu und erscheint von etwas körniger Beschaffenheit, besonders in der Nähe des Kernes, dessen Umrisse mehr oder minder undeutlich werden. Während der ersten zwei Tage des Puppenstadiums verschmelzen gewöhnlich zwei Zellen der Länge nach und bilden ein Stäbchen. Die Kerne behalten ihre gestreckte Gestalt bei, und die Stäbchen verlieren ihre körnige Beschaffenheit, werden fester und etwas stärker lichtbrechend.

In dem Imaginalantennenschlauch der Larve verläuft ein Nerv, während bei dem erwachsenen Thiere von dem Hauptantennennerv zwei Stränge entspringen und sich in den Schaft der Antenne verfolgen lassen. Die Theilung des Nerves findet während des Puppenstadiums statt, zu derselben Zeit, in der das außerordentlich große Wachsthum des Hauptnervs sich vollzieht.

Über die Entwicklung des Tracheensystems der Antenne kann ich wenig mittheilen. Dieselbe ist sehr variabel. In den früheren Larvenstadien habe ich keine Tracheen in dem Antennenschlauch finden können. Sie erscheinen erst im späteren Larvenleben, und die Bildung der verschiedenen Stämme erfolgt nicht immer in derselben Reihenfolge. In den ganz jungen Tracheen ist nach meinen Untersuchungen noch kein Spiralfaden zu finden; sie bestehen aus der Peritonealhaut der Trachee, auf deren Innenfläche die Spirale entsteht.

In dem Lumen des Antennenschlauches findet man während der Larvalentwicklung längliche Zellen, die bisweilen Stränge von drei bis vier Zellen bilden. Weismann betrachtete diese Zellen als durch Wucherung des Neurilemms entstanden und als die Anlagen der Tracheen, Muskeln etc. im Innern der Imaginalantenne. Dass sie im Zusammenhang mit dem Nervenstamm entstehen, kann ich bestätigen. Es scheint mir aber viel wahrscheinlicher, dass sie zu dem Wachsthum des Nerven in Beziehung stehen, als dass sie andere Organe des Innern der Antenne, Tracheen, Muskeln etc. bilden. Durch Beobachtung aber habe ich die Frage freilich nicht entscheiden können.

II. Weibchen.

Die vorhergehende Beschreibung bezieht sich nur auf die Antenne des Männchens. Bei dem Weibchen ist die Antenne einfacher gebaut, und das Sinnesorgan viel kleiner und weniger komplicirt als bei dem Männchen.

Der Schaft der weiblichen Antenne ist etwas kürzer als bei dem Männchen, besteht aber gleichfalls aus 14 Gliedern, von denen jedes mit wenigen 0,3—0,4 mm langen Haaren und außerdem mit kurzen Borsten besetzt ist. Das zweite Glied ist viel kleiner als das entsprechende beim Männchen, 0,1 mm lang und 0,13 mm breit. Seine Gestalt ist fast halbkugelförmig, und der Schaft sitzt der Mitte der Distalfläche auf (Taf. XXX, Fig. 16). Die ganze Chitinhülle ist mit sehr feinen Borsten, und hier und da mit längeren Haaren besetzt. Hinter dem zweiten Glied liegt ähnlich wie beim Männchen das Basalglied (Fig. 16 *C*) in Form eines Ringes und dient hier ebenfalls zum Ansatz von Muskeln (*M*), ist aber nicht im Kopfe verborgen, sondern ragt an der Stirnfläche hervor und lässt sich als Glied der Antenne deutlicher erkennen.

Der der Platte des Männchens entsprechende Theil des zweiten Gliedes ist eine um die Basis des Schaftes liegende, die Verbindung zwischen Schaft und zweitem Glied vermittelnde, kreisförmige Platte (Fig. 16 *P*) von Cuticularsubstanz mit einer Öffnung in ihrer Mitte. Hier ist es ganz deutlich erkennbar, dass die Platte nichts als die Gelenkhaut ist, und die Platte des Männchens ist ohne Zweifel der des Weibchens homolog, nur in höherem Grade entwickelt. Die Platte hat einen Durchmesser von 0,07 mm, ist am medianen Rand 0,005 mm stark, nimmt aber nach der Peripherie an Dicke zu, bis sie in einer Entfernung von 0,01 mm von der Basis des Schaftes eine Stärke von 0,008 mm erreicht, um sich dann 0,004—0,005 mm weiter unter allmählicher Verdünnung unter der Chitinhöhle fortzusetzen. In der Plattensubstanz eingebettet liegt ein die Basis des Schaftes umgebender Chitinring (Fig. 16 *B*, im Querschnitte gesehen). Da, wo die Platte am dicksten ist, beginnt die 0,004 mm dicke Chitinhülle des Gliedes, das, wie oben erwähnt wurde, eine halbkugelige Gestalt zeigt. Dicht unter der Hülle liegt wie gewöhnlich eine einschichtige Hypodermis.

Im Innenraum des Gliedes liegt ein mit Ganglienzellen und Stäbchen ausgestattetes Sinnesorgan, das dem des Männchens ähnlich, aber einfacher gebaut ist. Die nervösen Elemente füllen nicht das ganze Glied aus, sondern lassen nach vorn einen großen, im Leben Blutflüssigkeit enthaltenden Raum (Fig. 16 *F*) frei. Der Antennennerv entspringt wie bei dem Männchen am vorderen ventralen Theile des

Gehirns und ist in seiner Länge mit Ganglienzellen durchsetzt. Beim Eintritt in das zweite Glied misst er 0,06 mm im Durchmesser. Im unteren Theil des Gliedes breitet er sich trichterförmig nach allen Seiten aus und dringt direkt in die Ganglienzellenschicht ein. Von seiner Mitte entspringen die zwei den Schaft versorgenden Nervenstränge (Fig. 16 *N''*).

Die Ganglienzellen und Stäbchen bilden einen in seiner Mitte durchbohrten kegelförmigen Kugelsektor, dessen Mittelpunkt oberhalb der Platte im Schaft liegt. Die Ganglienzellenschicht (Fig. 16 *G*) ist ungefähr 0,02 mm dick und besteht aus Zellen, die dieselbe Größe und Beschaffenheit wie die des Männchens zeigen. Vor dieser Schicht liegen die Stäbchen (Fig. 16 *St*) ungefähr in den Radien der gedachten Kugel. Sie sind durchaus ähnlich denen des Männchens, von derselben Größe und stehen auch durch feine Fasern mit den Ganglienzellen in Verbindung. Ihre Endigungsweise ist jedoch eine andere als beim Männchen. Die Platte besitzt nämlich keine Fortsätze, sondern die Stäbchen enden mit ihren Spitzen in der Substanz der Platte selbst, und zwar zwischen dem Chitinring und der Basis des Schaftes. Auf der medianen und lateralen Fläche der Stäbchenschicht liegen längliche, minder differenzirte Zellen, Zwischenstufen zwischen Stäbchen und gewöhnlichen Hypodermiszellen darstellend.

Die zwei in den Antennenschaft verlaufenden Nervenstränge (Fig. 16 *N''*) sind von einem mit dem Innenraum des Schaftes kommunicirenden Blutraum umgeben.

Die Tracheen der Antenne entspringen aus dem Stamm im Seitentheil des Kopfes und geben Äste in mannigfaltiger Weise an die verschiedenen Theile ab; einer von diesen Ästen setzt sich durch die Platte in den Schaft fort und versorgt denselben mit Luft.

Die Entwicklung folgt im Allgemeinen dem schon beschriebenen Plan, ist jedoch wegen der minder komplicirten Form des Organs vereinfacht. Die erste Anlage der Imaginalantenne in der Larve ist bei beiden Geschlechtern fast ganz ähnlich. Der zweiblätterige Schlauch wird auch bei dem Weibchen gebildet und die Falten an seiner Basis sind im Anfang ziemlich ähnlich. Die ersten Stadien der weiblichen Antenne sind denen der männlichen (Fig. 8 und 9) ähnlich, nur die Falte *E* ist nicht so tief. In Fig. 17, Taf. XXX ist ein späteres Stadium dargestellt. Die Anlage hat sich nach der Seite des Schaftes zu gewendet; die Umdrehung hat noch kaum begonnen; die Chitin absondernde Hypodermis (*H*) ist schon einschichtig. Die Stäbchen- und Ganglienzellen sind größer und mehr rund als die anderen Zellen, lassen aber noch keine Differenzirung in die beiden Derivate erkennen.

In dem Stadium Fig. 18 ist die Umdrehung weiter vorgeschritten, wenn auch nicht vollendet, und man sieht wie die Hypodermis (*H*) sich in eine Falte gelegt hat, durch die später der Blutraum (*F*) gebildet wird. In diesem Falle hat die Differenzirung der Zellen in Stäbchen und Ganglienzellen ebenfalls noch nicht stattgefunden.

Die weitere Entwicklung bis zum Puppenstadium habe ich nicht gezeichnet, da sie demselben Schema wie beim Männchen folgt. Die Zellen bilden die Stäbchen- und Ganglienzellen; das ganze Gebilde nimmt an Größe zu, und kurz vor der Verpuppung wird eine dünne weiche Chitinhaut von der Hypodermis abgesondert. Jetzt findet die Verpuppung statt, und die weiteren Veränderungen in dem Organ gehen rasch vor sich. Die Stäbchenzellen verlängern sich, verschmelzen mit einander zu Stäbchen, und diese treten durch die feinen Fasern mit den Ganglienzellen in Verbindung. Der Antennennerv schickt den Ganglienzellen immer mehr Fasern zu, und von seiner Mitte aus verlaufen die zwei Stränge in den Antennenschaft. Die Tracheen verästeln sich in den verschiedenen Theilen und schicken einen Ast in den Schaft. Während des Puppenstadiums wird auch die Platte (*P*) gebildet in derselben Weise wie bei dem Männchen, nämlich durch Cuticularabsonderung an der Basis des Schaftes, welche nachher durch Verengerung des Lumens in seine definitive Lage kommt. Das Basalglied wird in der oben für das Männchen beschriebenen Weise gebildet. Jetzt hat das Organ das in der Fig. 19 (Taf. XXX) abgebildete Stadium erreicht. Hier erscheint die Chitinkapsel etwas größer als bei dem Imago, wofür ein doppelter Grund vorhanden ist. Erstens findet eine dem Männchen entsprechende Zunahme an Größe dieser Theile während des Puppenstadiums nicht statt, und zweitens ist das Glied sowohl wie die ganze Antenne durch die Quantität der Flüssigkeit im Körper etwas aufgetrieben. Mit dem Ausschlüpfen des Imago erreicht er seine definitive Gestalt und Größe.

Culex pipiens.

I. Männchen.

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen an *Culex* sollen hier angeschlossen werden und eine Kritik der Arbeiten der früheren Autoren folgen.

Die Antenne des *Culex*-Männchens zeigt große Ähnlichkeit mit der von *Mochlonyx*. Sie besteht aus denselben Theilen, nämlich dem Schaft, dem großen becherförmigen zweiten Glied und dem ringförmigen Basalglied. Der Schaft besteht aus 14 Gliedern, die wie bei *Mochlonyx* mit langen Haaren ausgestattet sind, von denen die zwei letzten zusammen eine Länge erreichen ungefähr gleich der der übrigen 12. Das Basalglied ist hier auch rudimentär, etwas in dem Vorderkopf eingesenkt und dient den Antennenmuskeln als Ansatzstelle.

Das zweite Glied ist ein verhältnismäßig großes, becherförmiges Organ, dessen Beziehung zu den anderen Gliedern und dessen Struktur im Allgemeinen dieselbe ist wie bei *Mochlonyx*, so dass ich keine besondere Abbildung zu geben brauche; ich will nur einige Punkte anführen, in denen die beiden Formen von einander abweichen. Das ganze Glied misst 0,17 mm in der Länge und 0,12 mm in der Breite, ist also kleiner als bei *Mochlonyx*. Die Höhlung des Bechers ist verhältnismäßig etwas tiefer und größer. Die Ganglienzellen liegen, statt in einer, in zwei durch Nervenstränge von einander getrennten Schichten. Demnach theilt sich der Nerv, welcher dem Nerv *N′* (Fig. 1) entspricht, in zwei Stränge, von denen einer zwischen den beiden Ganglienzellenschichten, der andere zwischen der inneren Schicht und den Stäbchen verläuft[1]. Die Stäbchen sind etwas kürzer und schlanker als bei *Mochlonyx*. Ihre Länge schwankt von 0,02—0,025 mm. Sie erscheinen im vorderen Theile des Organs etwas kürzer als im hinteren. Ihre Kerne sind chromatinreicher als die der Ganglienzellen.

Über die Entwicklungsgeschichte des Organs bei *Culex* brauche ich nichts zu sagen, da sie mit der oben für *Mochlonyx* gegebenen sehr genau übereinstimmt.

II. Weibchen.

Bei dem Weibchen von *Culex* ist der Schaft der Antenne 14gliederig und mit kürzeren Haaren und Borsten besetzt. Das Basalglied tritt mehr als bei dem Männchen hervor, bildet aber gleichfalls einen Ring zum Ansatz der Antennenmuskeln. Das zweite Glied muss etwas näher besprochen werden. Es ist abweichend von dem des *Mochlonyx*-Weibchens gebaut und bildet gewissermaßen einen Übergang zwischen diesem und dem des Männchens.

Die Form des ganzen Gliedes ist die eines sehr dickwandigen, mit flacher Höhlung ausgestatteten Bechers (Taf. XXXI, Fig. 22): in dieser Höhlung sitzt der Schaft, dessen Basis eine von einer centralen Öffnung durchbohrte Scheibe (Fig. 22 *B*) bildet. In Zusammenhang mit dieser Scheibe liegt, ihren peripheren Theil bedeckend, die Gelenkhaut (*P*), welche wie beim Männchen mit radiären Verdickungen ausgestattet ist und der Platte entspricht. Das Bemerkenswerthe ist, dass hier die

---

[1] In Fig. 22, Taf. XXXI das *Culex*-Weibchen betreffend, ist diese Anordnung gleichfalls vorhanden.

Basis des Schaftes einen Theil des Bodens der Einsenkung bildet. Ich betrachte diesen Theil *B* als dem Schafte angehörig, weil er ohne Unterbrechung mit dem unteren Ende des Schaftes in direktem Zusammenhang steht und keinerlei Verschiedenheit von der Chitinbekleidung desselben erkennen lässt. Dabei ist die Begrenzung zwischen ihm und der Gelenkhaut oder Platte (*P*) sehr deutlich. Die letztere ist fast durchsichtig wie die Platte des Männchens und scheint eine von dem gemeinen Chitin verschiedene Konsistenz zu besitzen. Die Außenwand der Vertiefung bildet ein verdickter Theil (Fig. 22 *K*) der Chitinhülle des zweiten Gliedes mit einem ringförmig vorspringenden Rande (Fig. 22 *V*), der gegen den Schaft zu vorspringt und die Öffnung der Höhlung verkleinert. Nach außen von diesem Auswuchs bildet die Chitinhülle eine mit stumpfen Erhebungen besetzte Zone, welche feine Borsten trägt (Fig. 22 *L*). Der Rest der Oberfläche des Gliedes ist gleichfalls mit kurzen feinen Borsten bedeckt.

Dicht unter der Chitinhülle liegt wie gewöhnlich die einschichtige Hypodermis, an die sich sodann nach innen zu die Ganglienzellen anschließen, die hier wie bei dem Männchen in zwei durch Nervenstränge unvollkommen getrennte Schichten angeordnet sind. Von der inneren Ganglienzellenschicht durch eine Faserschicht getrennt verlaufen die Stäbchen, welche wenigstens mit der inneren Zellenschicht durch feine Fasern in direkter Verbindung stehen. Die Stäbchen sind etwas länger als bei dem *Culex*-Männchen, ungefähr 0,03 mm, in der Gestalt jedoch mit ihnen übereinstimmend. Auf Längsschnitten liegen sie in radiärer Anordnung von der Gelenkhaut oder Platte ausstrahlend. Im Querschnitt sieht man, dass sie ähnlich wie beim *Mochlonyx*-Männchen im Umkreis des Organs durch sehr enge Zwischenräume getrennte Gruppen bilden (vgl. Fig. 4, Taf. XXX), welche den radiären Verdickungen der Gelenkhaut entsprechen. Auf der medianen und lateralen Seite der Stäbchenschicht stellen mehr oder minder modificirte Hypodermiszellen die Übergangsstadien zwischen Stäbchen und gewöhnlichen Hypodermiszellen dar. Zwei Nervenstränge und ein Tracheenstamm verlaufen durch den centralen Hohlraum in den Antennenschaft. Die Entwicklungsgeschichte folgt dem oben beschriebenen Plan und bedarf daher keiner besonderen Besprechung.

Diese Form bildet somit eine Zwischenform zwischen dem Organ der *Mochlonyx*-Weibchen (Fig. 16) und dem des Männchens (Fig. 1). Der Vergleich ist leicht durchzuführen. In der eben beschriebenen Form lässt sich die bei den Männchen viel weiter entwickelte Einsenkung auf der distalen Fläche des Gliedes erkennen, der bei den *Mochlonyx*-Weibchen überhaupt nicht vorhanden ist. Ferner lassen sich auf dem

Boden der Einsenkung die radiären Verdickungen deutlich verfolgen. Auch die Stäbchen sind in diesen entsprechenden Gruppen oder radiäre Schichten angeordnet. Bei dem *Mochlonyx*-Weibchen sind die radiären Verdickungen der Platte nur sehr gering entwickelt, und die Stäbchengruppen lassen sich auch nicht unterscheiden. Bei dem Männchen andererseits ist die radiäre Struktur der Platte noch deutlicher und wird am Rande der Platte durch eine den Verdickungen entsprechende Anzahl von Chitinfortsätzen vertreten, denen die Stäbchen in eben so vielen Gruppen oder radiären Schichten aufsitzen.

Es wird vielleicht rathsam sein, hier die Ergebnisse der älteren Arbeiten über *Culex* einer kurzen Kritik zu unterwerfen. Von diesen ist die von Johnston ('55) die älteste. Um die historische Reihenfolge zu behalten, beginne ich auch mit ihr. In seiner Beschreibung des äußeren Baues der Kapsel, wie er das zweite Glied nennt, erwähnt er einen hornigen Ring, der der Vorderfläche des Gliedes aufliegt und dieses mit dem entsprechenden Glied der vorderen Antenne durch ein durchlochtes Querband verbindet. Auf der Vorderfläche habe ich diesen Ring nicht gefunden: ich kann mir auch nicht vorstellen, was Johnston damit gemeint hat, es müsste denn sein, dass er das Basalglied gesehen, seine Stellung aber nicht richtig erkannt hatte. Der Theil zwischen dem zweiten Glied und dem Kopf, »the pedicle« von Johnston, ist ein Ring, welcher in Wahrheit das Basalglied selbst darstellt. Ich glaube wenigstens aus seiner Abbildung (l. c. Fig. 2) schließen zu können, dass sich die Beschreibung Johnston's auf dieses Glied bezieht.

Die Beschreibung der äußeren Form des zweiten Gliedes ist sonst richtig. In Bezug auf die innere Struktur ist seine Darstellung sehr lückenhaft und zum Theil falsch, was wohl durch die Kleinheit des Objektes und die damals sehr ungenügenden Untersuchungsmethoden erklärlich ist. Zwischen den beiden Wänden der Kapsel, mit Ausnahme des hinteren Theiles, besteht nach Johnston ein Raum, der mit einer kleine runde Körperchen enthaltenden Flüssigkeit erfüllt ist. Johnston vergleicht diese Flüssigkeit mit der Endolymphe in dem Ohr der höheren Wirbelthiere. Der große Nerv mit der sich verästelnden Trachee durchbohrt den Stiel der Kapsel und breitet sich an deren Basis aus. Ein Strang setzt sich weiter in den Schaft der Antenne fort. Die übrigen Stränge strahlen nach allen Seiten in den Kapselraum hinein und legen sich in kleinen Rinnen der Wandung derselben an. Dass die centrale Platte näher als andere Theile der Innenwand mit dem Boden der Kapsel verbunden ist, ist nicht ganz richtig, denn diese Verbindung erfolgt nur durch die dazwischen liegenden zelligen und faserigen Elemente. Die in dem Raum enthaltene Flüssigkeit ist selbstverständlich die Körperflüssigkeit und die runden Körperchen sind die Ganglienzellen, welche beim Zerquetschen oder Durchschneiden im frischen Zustande mit derselben theilweise ausfließen. JOHNSTON hat, wie es scheint, die Stäbchen und Zellen gar nicht als feste Gebilde erkannt. Die Rinnen in der Wand, worin die Nervenfilamente verlaufen sollen, sind nicht vorhanden, und die Nervenendigungen liegen nicht frei, sondern stehen mit den Zellen in Verbindung. Was JOHNSTON über die Funktion des Organs angiebt, wird in dem physiologischen Theil dieser Arbeit Berücksichtigung finden.

In Bezug auf die Arbeiten von HURST ('**90 a, b, c**) will ich voraus bemerken, dass der Sinn einiger Stellen mir nicht ganz klar ist. Er sagt erstens, dass ein Theil des »telescoping« der Antenne in der Larve auch nach dem Ausschlüpfen der Puppe als Basalglied erhalten bleibt. Dass er mit dem »Basalglied« das zweite Glied meint, ist klar, denn er hat das eigentliche Basalglied überhaupt nicht erkannt. Es scheint mir ferner, dass der Vorgang, wodurch das zweite Glied in der Larve gebildet wird, kaum »telescoping« genannt werden kann. Derselbe beruht ursprünglich vielmehr auf einer Faltung der Wände des Hypodermisschlauches und hat nichts mit einem Raummangel zu thun, denn er beginnt während das Ende des Schlauches frei in dem Kopfraum liegt.

Dass die Höhlung des Bechers bei dem Männchen der des Weibchens homolog ist, ist HURST entgangen. Derselbe spricht bei dem Männchen von einem »concave double disc«, dessen zwei Lamellen mit einander verwachsen sind, so dass die Höhlung obliterirt. Was er mit dieser konkaven Doppelscheibe meint, ist mir unerfindlich. In meinen Präparaten habe ich keine Spur derselben entdecken können. Ich sehe auch keinen Grund ein, wesshalb man die Höhlung des Gliedes bei beiden Geschlechtern nicht als homolog betrachten sollte. Vielmehr scheint mir diese Homologie klar aus der Entwicklungsgeschichte sich zu ergeben. Der Boden und die Wände werden in beiden Fällen durch dieselben Theile (die Gelenkhaut oder Platte und die Chitinhülle) gebildet; nur in so fern verschieden, als bei dem Männchen die Einsenkung tiefer ist. Dass bei dem *Culex*-Weibchen die Basis des Schaftes an der Bildung des Bodens der Höhlung Theil nimmt, ändert auch nichts.

In der ersten Arbeit behauptet HURST ('**90 a**), dass die Stäbchen in einer doppelten, vielleicht dreifachen Schicht liegen. Wie er zu dieser Annahme gekommen ist, ist erklärlich. In einem Schnitt, welcher nicht genau der Längsachse des Organs parallel ist, sondern ein wenig schräg verläuft, werden manchmal zwei oder drei Gruppen von

Stäbchen schräg geschnitten. Bei dem ersten Anblick eines solchen Schnittes kann man leicht zu der Ansicht gelangen, dass zwei oder drei über einander liegende Schichten von Stäbchen vorhanden seien. In Macerationspräparaten aber sieht man, dass die Stäbchen desselben Abschnittes dieselbe Länge besitzen, und bei gut gelungenen Präparaten, wo manchmal einige der Stäbchen mit den Chitinfortsätzen verbunden bleiben, ist sofort erkennbar, dass nur eine Stäbchenschicht vorhanden ist. Über die Endigungsweise der Stäbchen wird zunächst eben so wenig etwas erwähnt, wie über die Chitinfortsätze.

Der den Antennenschaft versorgende Nerv soll nach Hurst's Untersuchung von dem großen, sich nach dem zweiten Glied begebenden Nerv ganz getrennt verlaufen und seinen Ursprung an einer anderen Stelle des Cerebralganglions nehmen. Auch diese Angabe kann ich nicht bestätigen. Nach meinen Präparaten entspringen zwei Nervenstränge (Fig. 1 etc.) aus der Mitte des großen »Nerventrichters«, wo sich eine Anhäufung von Ganglienzellen befindet, um sich sodann in den Schaft hinein fortzusetzen. Ich habe eine besondere Ursprungsstelle dieser Stränge an dem Cerebralganglion durchaus nicht finden können. Eben so wenig kann ich einen Ast des großen Nerven finden, der nach Hurst nach der Innenfläche der Stäbchenschicht verlaufen und dort kleine, zwischen dieser und der Basis des Schaftes liegende Zellen versorgen soll.

Hurst will die »Kontinuität der Ganglienzellen« im zweiten Gliede mit denen des Cerebralganglions, entweder durch ihren »gemeinsamen epidermalen Ursprung« oder durch von diesem Ganglion ausgehende Zellenwanderung erklären. Diese Kontinuität ist durch die im großen Antennennerv zerstreuten Ganglienzellen hergestellt, wie aber der gemeinsame epidermale Ursprung das erklären soll, ist mir unverständlich. Vielmehr scheint mir die Kontinuität durch fortgesetzte Theilung der Ganglienzellen des Cerebralganglions und des zweiten Antennengliedes, auch durch Theilung der Zellen, welche in der Larve in und um den Nerv zerstreut sind, zu Stande zu kommen.

In seiner zweiten Arbeit erwähnt Hurst ('90b) zum ersten Mal die Chitinfortsätze. Dabei behauptet er, dass die »end to end« liegenden Stäbchen oder Stäbchenzellen, wie er sie nennt, sich zwischen diesen Fortsätzen als feine Filamente verfolgen lassen und mit dem auf der Innenwand des Bechers liegenden Theil der Ganglienschicht in Verbindung treten. Auch soll ein Nervenstrang zwischen den Enden der Stäbchen in unmittelbarer Nähe des »Tympanum« (Platte) verlaufen. Hier hätte ein gutes Macerationspräparat genügt, ihn davon zu überzeugen, dass die Stäbchen nicht zwischen den Fortsätzen verlaufen und mit ihren Spitzen in Verbindung mit Ganglienzellen treten, sondern, dass sie mittels ihrer Spitzen an den Chitinfortsätzen fest hängen. Von dem zwischen ihren Enden verlaufenden Nervenstrang finde ich keine Spur. Es ist mir übrigens nicht klar, wie die Stäbchen der peripherischen Schichten enden sollen, wenn die Stäbchenzellen »end to end« liegen. Hurst behauptet, dass die Stäbchen zwischen den Fortsätzen der Platte enden, wenn sie aber »end to end« liegen, wäre dies nur für die innere Schicht möglich.

Corethra plumicornis.

I. Männchen.

Bei *Corethra* besitzt das Johnston'sche Organ im Allgemeinen große Ähnlichkeit mit dem von *Culex* und *Mochlonyx*, so daß eine kurze Beschreibung genügen dürfte.

Die Form der ganzen Antenne ist dieselbe wie die von *Mochlonyx*. Das erste Glied ist ein zum Muskelansatz dienender Ring. Die centrale Platte des zweiten Gliedes besitzt dieselbe Struktur wie bei *Mochlonyx*, nur sind hier die Chitinfortsätze etwas länger. Der Nerv ist kürzer als bei *Mochlonyx*, weil das erste Glied kleiner ist, und in Folge dessen das zweite Glied näher am Kopfe liegt. Beim Eintritt des Nerven in die Ganglienmasse des Organs theilt dieser sich unvollkommen (aber deutlicher als bei *Mochlonyx*) in eine Anzahl (20 bis 25) Stränge, die durch Ganglienzellen von einander getrennt werden. Die Stränge verlaufen in einer zwischen Ganglienzellen und Stäbchen liegenden Faserschicht, bilden aber bisweilen auch einen zweiten kleineren Strang in der Ganglienzellenschicht selbst. Die Stäbchen sind bei *Corethra* nicht alle von derselben Länge. Die im hinteren Theile des Gliedes sind 0,035 mm lang, die vorderen, die sich an das Ende des Chitinfortsatzes ansetzen, nur 0,02 mm. Sie liegen, den Fortsätzen entsprechend, in Gruppen, die im Querschnitt nur zwei Stäbchen aufweisen. Die Stäbchenkerne sind wie bei *Culex* chromatinreicher als die Kerne der Ganglienzellen.

II. Weibchen.

Von dem Weibchen brauche ich nur zu bemerken, dass der Bau des zweiten Antennengliedes und sogar der ganzen Antenne derselbe ist, wie bei *Mochlonyx* (Taf. XXX, Fig. 16).

Die Ontogenie des Organs ist mit einigen geringen Abweichungen die oben beschriebene. Weismann ('66) hat in seiner bekannten Arbeit die Entstehungsweise der Imaginalantenne im Larvenkopf genau beschrieben und dabei auch das »große, kugelige Basalglied« erwähnt.

Wie aus dieser Arbeit hervorgeht, und ich nach meinen Untersuchungen bestätigen kann, wächst die Antenne bis an das Cerebralganglion zurück, oder wird zurückgezogen, so dass sie in dem langen Stirnfortsatz gerade liegt. Die ringförmige Wucherung an der Basis des Antennenschlauches bildet eine Scheibe, welche mit der hinteren Öffnung nach innen schräg auf den Schlauch zu liegen kommt. Die radiäre Anordnung der Zellen in der Anlage des zweiten Gliedes hat Weismann bemerkt, aber als Sinnesorgan hat er das Organ nicht erkannt. Weismann behauptet, dass das äußere Blatt des Schlauches keinen Antheil an der Antennenbildung nimmt. Er hat dabei das kleine ringförmige Basalglied, welches durch den hinteren Theil dieses Blattes gebildet wird, übersehen. Die weitere Entwicklung bedarf keiner Darstellung, da sie dieselben Stadien durchläuft, wie bei *Mochlonyx*.

Andere Arten der Culiciden habe ich noch nicht untersucht, aber man darf aus der ziemlich konstanten Gestalt und Struktur des Johnston'schen Organs bei den drei untersuchten Genera *Mochlonyx*, *Culex* und *Corethra* wohl vermuthen, dass bei den anderen Culiciden eine große Ähnlichkeit mit den oben beschriebenen Formen bestehen wird.

Bei den Chironomiden, von denen zwei Genera *Tanypus* und *Chironomus* untersucht worden sind, findet man auch bei dem Männchen die buschig behaarte und bei dem Weibchen die mit kurzen Haaren spärlich besetzte Antenne. Das zweite Glied ist auch bei ihnen verhältnismäßig sehr groß und enthält bei dem Männchen ein Sinnesorgan, dessen nähere Beschreibung beträchtliche Verschiedenheiten von dem der Culiciden zeigen wird, aber doch denselben Grundplan und dieselbe Funktion erkennen lässt.

Tanypus.

Zwei nicht näher bestimmte Arten von *Tanypus* wurden untersucht und belehrten mich, dass das Johnston'sche Organ bei beiden dieselbe Struktur besitzt und nur entsprechend der Körpergröße bei einer etwas mächtigere Dimensionen zeigte als bei der anderen. Ich habe die größere Art zur näheren Beschreibung gewählt.

I. Männchen.

Bei dem Männchen sind die Antennen ungefähr 5 mm lang und bestehen aus einem Schaft, einem großen zweiten Glied und einem ringförmigen, Muskeln enthaltenden Basalglied. Der Schaft setzt sich aus 14 Gliedern zusammen, von denen 12 kurz und mit langen Haaren besetzt sind. Das vorletzte Glied ist länger als alle anderen zusammengenommen und trägt gleichfalls lange Haare, während das Endglied kurz und spitzig ist und nur kurze Haare aufweist. Von dem zweiten Glied bis an die Spitze ist die Chitinhaut des Schaftes so zu sagen gespalten, so dass ein Theil dorsal, der andere ventral liegt. Diese Theile werden auf beiden Seiten durch dünne durchsichtige, mit feinen Borsten besetzte Membranen verbunden. Dadurch entsteht ein abgeplattetes Rohr, dessen dorsoventraler Durchmesser ungefähr zweimal so groß ist als der laterale. Nur auf den einander gegenüberliegenden Partien der Chitinhaut sitzen die langen Haare, und zwar meistens in zwei unregelmäßigen Querreihen auf jedem der 12 gleichen Glieder, jedoch so, dass sie sich nach den Seiten, sowie nach oben und unten richten, wobei der Schaft, durch eine Lupe gesehen, auf allen Seiten genau so wie bei den Culiciden behaart erscheint. Das Basalglied dient auch hier zum Ansatz der Muskeln und ist etwas in den Vorderkopf eingesenkt.

Das zweite Glied erreicht eine Größe von 0,23 mm und eine Länge von 0,17 mm. Es ist mehr kugelförmig als bei den Culiciden; auf der distalen Fläche findet sich nur eine sehr seichte Einsenkung, in welcher der Schaft sitzt (Taf. XXXI, Fig. 23). Die Einsenkung ist 0,04 mm tief. Ihr Boden wird wie bei den Culiciden von einer Platte (Fig. 23 *P*) gebildet, in deren Mitte der Schaft befestigt ist. Die Platte misst von einer Seite bis zur anderen 0,09 mm, und die Öffnung in der Mitte hat 0,02 mm Durchmesser. Am Mittelrand ist die Platte 0,01 mm dick. Nach außen zu verjüngt sie sich erst etwas, dann nimmt sie gegen den Seitenrand hin bis zu einer Dicke von 0,02 mm zu. Ihre beiden Flächen sind konkav, die vordere mehr als die hintere. Sie ist chitinöser Natur, jedoch fast vollkommen durchsichtig und hat wie bei Culex das Aussehen einer Gelenkhaut. Bei Alkoholpräparaten wird die Verbindung zwischen dem Schaft und der Platte sehr leicht gelöst, so dass der Schaft abfällt. Die Platte ist radiär verdickt, und ihre hintere und seitliche Fläche sind von festerer Konsistenz und größerem Lichtbrechungsvermögen, so dass sie auch in ihrem Aussehen dem Chitin mehr gleichen als die anderen Theile. Jeder der 70—90 Verdickungen entsprechend verlaufen als Fortsetzung der hinteren Fläche 0,07 mm lange steife Fortsätze (Fig. 23 *A*) schräg nach hinten gegen den Kopf hin. Auf allen Seiten ist die Platte von dem Schaft nach dem Seitenrand zu schräg nach hinten geneigt, durch die Verdickung des Seitentheiles aber kommt die Stelle des Übergangs der Platte in das Chitin des zweiten Gliedes (Fig. 23 *C'*) etwas höher als die Basis des Schaftes zu liegen. Hinter der Platte liegen Hypodermiszellen (Fig. 23 *H'*). Von dem Seitenrand der Platte ausgehend bildet die 0,006 mm dicke, mit feinen Haaren oder Borsten besetzte Chitinhülle des zweiten Gliedes (Fig. 23 *C'*) zuerst die fast parallel zur Antennenachse verlaufende Seitenwandung der Einsenkung, schlägt sich dann um und bedeckt die nervösen Elemente des Gliedes. An dem hinteren verdickten Rand setzen die Antennenmuskeln an (Fig. 23 *M*).

In dem engen Zwischenraum zwischen der Hypodermis und den nervösen Theilen finden sich sehr feine, fast durchsichtige, wenig sich färbende Stäbchen, die einerseits in die Masse der Nervenfasern und Ganglienzellen sich verlieren, andererseits gegen die Chitinhülle sich in eine kleine runde Fläche ausbreiten, die dem Chitin wie eine Art Fuß ansitzt. Dieselben werden in der ganzen nach außen zu gelegenen Ganglienzellenschicht gefunden und dienen wahrscheinlich als Stütze, um die nervösen Theile vor Umlagerung und vor dem Druck der Chitinwand zu schützen. Zu äußerst unter diesen Theilen liegt eine Faserschicht (Fig. 23 *F*), die aus dem Antennennerv (*N*) ihren Ursprung nimmt und die darunterliegende Zellenschicht bedeckt. Die Zellen der letzteren (Fig. 23 *G*) messen 0,004—0,005 mm und sind Ganglienzellen. Auf der inneren Seite dieser Lage folgt eine zweite Faserschicht, welche wie die Faserschicht bei *Mochlonyx* aus zwei sich kreuzenden Gruppen von Nervenfasern besteht. Eine dieser Gruppen ist die, welche von dem Antennennerv ihren Ursprung nimmt und wie die Fasern der äußeren Faserschicht von hinten nach vorn verläuft; die andere enthält die feinen Fasern, welche zwischen den beiden Zellenschichten hinziehen. Die zunächstfolgende innere Zellenschicht (Fig. 23 *G'*) besteht aus Zellen, die wenigstens theilweise mittels feiner Fasern mit den Stäbchen in Verbindung stehen. Diese sind etwas kleiner als die Zellen der äußeren Schicht. Die nächste Schicht ist die Stäbchenschicht. Die Stäbchen (Fig. 24) sind 0,04—0,05 mm lang, schlanker und meistens mit zwei kleineren Kernen ausgestattet wie bei *Mochlonyx*. Wie aus der Fig. 23 hervorgeht, sind sie mittels ihrer Spitzen an den Chitinfortsätzen der Platte befestigt, aber nicht wie bei *Mochlonyx* nur auf ihrer hinteren, oder der Lage der Fortsätze nach, inneren Seite, sondern größtentheils auf der vorderen bezw. äußeren Seite. Auf der äußeren Seite ist der Fortsatz von der Basis bis zur Spitze mit Stäbchen besetzt, nicht bloß auf ihr, denn an der Spitze biegt die Stäbchenschicht nach innen um, um auch hier eine geraume Strecke weit gegen die Basis hin sich fortzusetzen. Wo die Stäbchenschicht aufhört, folgt bis zur Ansatzstelle des Fortsatzes eine Lage weniger modificirter Zellen. Auf der inneren Seite des Fortsatzes lassen sich die Ganglienzellen nicht als zwei Schichten deutlich unterscheiden, wie denn auch hier natürlich keine Stützstäbchen vorhanden sind. Im Querschnitt liegen die Stäbchen in einer der Anzahl der Fortsätze (70 bis 90) entsprechenden Menge Gruppen wie bei den Culiciden. Diese Gruppen enthalten im Querschnitt nur wenige Stäbchen und werden wie bei den Culiciden durch enge Zwischenräume getrennt, so eng, dass an der Basis der Stäbchen dieselben völlig verschwinden, und die Gruppen dann mit einander verschmelzen. Die Seitenkerne der Stäbchen liegen in jeder Gruppe auf der Seite der Stäbchen, welche nach dem Zwischenraum zu gewendet ist, so dass ein Querschnitt bei dieser Form sowie bei den Culiciden alternirende Schichten von Stäbchenkörpern und Kernen erkennen lässt.

Der große, mit Ganglienzellen durchsetzte Nerv (Fig. 23 *N*), dessen Durchmesser bei seinem Eintritt in das zweite Glied 0,07 mm beträgt, breitet sich nach allen Seiten in Form eines »Trichters« aus, dessen Fasern die Ganglienzellenschichten versorgen. Aus der Mitte dieses Trichters entspringen die zwei Nervenstränge *N''*, die sich in den Antennenschaft hinein fortsetzen. Das Organ ist reichlich mit Tracheen versorgt, die in ähnlicher Weise wie bei *Mochlonyx* verlaufen. Ein Stamm *T* geht mit dem Nerv (*N''*) in den Schaft der Antenne über. In der Mitte des Gliedes hinter der Platte ist ein mehr oder minder großer, mit dem Innenraum des Schaftes in Verbindung stehender Raum, in dem der Schaftnerv und die Trachee liegen. Wie von vorn herein zu vermuthen, steht dieser Hohlraum mit den Räumen zwischen den Stäbchengruppen und mit dem Raum unter der Chitinhülle in Verbindung; er ist nichts Anderes als ein Blutraum.

II. Weibchen.

In Bezug auf das Weibchen von *Tanypus* kann ich mich kurz fassen. Die weibliche Antenne besteht wie gewöhnlich aus Schaft, einem großen zweiten Glied und einem ringförmigen Basalglied. Der Schaft ist aus 14 ziemlich gleichen, spärlich behaarten Gliedern zusammengesetzt. Das Basalglied sitzt dem Kopfe auf und enthält die Antennenmuskeln.

Das zweite Glied ist ungefähr halb so groß wie bei dem Männchen, fast kugelförmig, mit einer flachen Vertiefung auf der distalen Fläche, in deren Mitte der Schaft festsitzt. Die die Basis des Schaftes umgebende Platte ist am Seitenrand dicker als am Mittelrand und verbindet sich in der Mitte mit dem Schaft, an ihrer Peripherie mit der Chitinhülle des Gliedes. Die faserigen und zelligen Elemente des Inneren sind ähnlich wie bei dem *Mochlonyx*-Weibchen angeordnet (Taf. XXX, Fig. 16). Eine dünne Hypodermis bedeckt die Innenseite der Chitinhülle. Zwischen dieser und den Ganglienzellen liegen die

Stützstäbchen, was im Gegensatz zu den bei den Culiciden herrschenden Verhältnissen steht. Die Ganglienzellen sind nicht in zwei Schichten getrennt und stehen in der gewöhnlichen Weise durch feine Fasern mit den Stäbchen in Verbindung. Diese sind sehr schlank und in verhältnismäßig geringer Anzahl vorhanden, liegen wie bei *Mochlonyx* und enden an der Platte oder treten in dieselbe ein. Der in das zweite Glied eintretende Nerv breitet sich als »Trichter« aus und verbindet sich mit der Ganglienschicht. Von seiner Mitte entspringen die zwei Stränge, die zusammen mit einer Trachee in den Antennenschaft verlaufen.

Die Entwicklungsgeschichte bei *Tanypus* habe ich nicht untersucht, weil mir zur Zeit keine Jugendstadien zur Verfügung standen. Sie wird aber vermuthlich von dem Verhalten von *Chironomus*, bei dem die Struktur unseres Gebildes in dem Imago ganz die gleiche ist, nicht wesentlich abweichen.

Chironomus.

Bei dem Männchen ist der Antennenschaft 14gliederig, mit sehr langem Endglied, Struktur und Behaarung sind dieselben wie bei *Tanypus*. Das Basalglied ist ringförmig und enthält die Muskeln. In Bezug auf das zweite Glied gilt die für *Tanypus* gegebene Beschreibung mit Ausnahme der Messungen, die selbstverständlich nach der Größe der Art etwas verschieden sind.

Das *Chironomus*-Weibchen besitzt Antennen mit einem aus sechs ziemlich gleichen, spärlich behaarten Gliedern bestehenden Schaft, mit fast kugeligem zweiten Glied und ringförmigem Basalglied. Die Struktur des zweiten Gliedes lässt keinen erheblichen Unterschied von *Tanypus* erkennen, bedarf also keiner weiteren Beschreibung.

Ehe ich nun aber auf die Entwicklungsgeschichte des zweiten Gliedes eingehe, muss ich kurz die Entwicklung des Kopfes und der Antenne von *Chironomus*, welche in engerem Zusammenhang mit einander stehen, beschreiben. Die Antenne entsteht wie bei *Corethra* als doppelwandiger Schlauch, welcher fast gerade auf das Cerebralganglion hin läuft. Am vorderen Ende des Schlauches sind beide Blätter der Wand dünn, am hinteren Ende wird das innere Blatt sehr dick. Auf der dorsalen Seite liegt das äußere Blatt dem inneren nicht dicht an, sondern setzt sich nach der dorsalen Hypodermis des Kopfes zu fort, mit welcher es in Verbindung steht, und bildet auf diese Weise eine Art Schlinge, in welche der Antennenschlauch eben so suspendirt ist wie der Darm in dem Mesenterium. Am hinteren Ende des Schlauches ist diese Anordnung durch eine Verdickung und Faltung des äußeren

Blattes auf der lateralen, und in geringerem Grade auch auf der dorsalen Seite der Antennenanlage verändert. Aus dieser Verdickung entsteht durch Umlagerung der Zellen in Ommatidien, und durch Pigmentbildung das Imaginalauge. Das äußere Blatt geht schließlich auf der dorsalen Seite in die Hypodermis des Kopfes über. In diesen beiden Schlingen liegen die Antennenanlagen dicht über einander in der Medianlinie des Kopfes. Die Öffnung, durch welche der Antennennerv hindurchtritt, ist Anfangs nach hinten gerichtet, wird aber allmählich durch die Wucherung des basalen Endes des Antennenschlauches nach der Seite zu geschoben.

Die Antennenschläuche werden sehr lang und erreichen fast das Cerebralganglion, ehe die Anlage des zweiten Gliedes sich von den anderen Theilen des Schlauches differenzirt. Die Entstehung des zweiten Gliedes und seine ganze Entwicklung zeigt trotz der verschiedenen Form des Imaginalgliedes große Ähnlichkeit mit der von *Mochlonyx*. Erst bilden sich die Falten, wie ich dies für *Mochlonyx* in Fig. 9 abgebildet habe, nur in etwas verschiedenem Verhältnis zu einander. In Fig. 25 (Taf. XXXI) ist ein frühes Stadium der Bildung des zweiten Gliedes bei dem Männchen dargestellt. Hier lässt sich das einschichtige äußere Blatt *O* erkennen, darunterliegend die zwei Falten *D* und *E*. *E* wird zur Stäbchen- und Ganglienzellenschicht, und zwar sind die Zellen schon in Reihen angeordnet und mit einem Nervenstrang *N'* in Verbindung, was hier viel früher als bei *Mochlonyx* stattfindet. Die Schicht *H* bleibt viel dicker als die entsprechende Schicht bei *Mochlonyx*, weil sie nicht nur die Hypodermis zu bilden hat, sondern auch die Stützstäbchen. Der Theil *B* ist schon einschichtig geworden und fängt an sich zu verkürzen, wodurch dieselbe Umdrehung der Theile *D* und *E* wie bei *Mochlonyx* hervorgebracht wird. Die Zellen des ganzen Schlauches sind kleiner als bei *Mochlonyx*, aber sonst von ähnlicher Beschaffenheit, mit undeutlicher Begrenzung und verhältnismäßig großem Kerne.

Die Fig. 26 (Taf. XXXI) zeigt ein späteres Larvenstadium. Hier ist die ganze Anlage viel größer geworden, besonders der Theil (*St*, *G*, *G'*), welcher die Stäbchen und Ganglienzellen bildet. Durch weitere Verkürzung des Blattes *B* ist die Umdrehung halb vollendet. Die Anlage der Hypodermis und der Stützstäbchen (*H*) ist dünner und länger geworden und ihre Zellen sind mit ihren Längsachsen fast senkrecht gegen die Ganglienzellen gerichtet. Die zwei Ganglienzellenschichten (*G*, *G'*) sind schon unterscheidbar. Ihre Zellen sind rund geworden, besitzen aber noch in beiden Schichten die gleiche Größe. Die Stäbchen (*St*) haben sich schon verlängert und liegen auf beiden Seiten der Medianlinie (*R*), der Falte, wo später der Chitinfortsatz abgesondert wird. Der Nerv N' nimmt an Größe zu und tritt immer weiter mit den Ganglienzellenschichten in Verbindung. Auf der Oberfläche der Antennenanlage sondert sich schon eine sehr dünne Chitinschicht ab.

Weitere Entwicklungsstadien habe ich nicht gezeichnet, weil sie eigentlich nichts Neues enthalten. Wie aus den zwei abgebildeten Stadien (Fig. 25 u. 26) leicht erkennbar, ist der Plan der Entwicklung derselbe wie bei *Mochlonyx*. Die Umdrehung vollendet sich durch die Schrumpfung des Blattes B; die Nervenfasern treten zwischen die Ganglienzellenschichten ein und auf die Oberfläche der äußeren Schicht; die Anlage des Basalgliedes wird in dem äußeren Blatt (O) gebildet. Bei dem Ausschlüpfen der Puppe kommen die Antennen, die schon annähernd die definitive Form besitzen, auf die Oberfläche des Kopfes zu liegen. Gleichzeitig vollendet sich die innere Entwicklung. Die Chitinhülle wird dicker, die Stützstäbchen werden durch einen Theil der Zellen H (Fig. 26) gebildet, und die Zellen der äußeren Ganglienzellenschicht nehmen an Größe zu. Die Verbindung mittels feiner Fasern zwischen den durch Verschmelzung der Stäbchenzellen sich bildenden Stäbchen und den Ganglienzellen entsteht, und die Platte und die Chitinfortsätze werden abgesondert. In Folge der Umdrehung, welche bei *Chironomus* nicht so weit geht, als bei *Culex* und *Mochlonyx*, liegen die nervösen Elemente in einer langen, sich nach hinten biegenden Falte (Fig. 23), zwischen deren Blättern die Chitinfortsätze erscheinen. Das innere Blatt der Falte wird nicht so dick wie das äußere, und die Zellen seiner vorderen Hälfte werden überhaupt nicht in Stäbchen und Ganglienzellen geschieden. Während des Puppenstadiums nimmt der Nerv N sehr an Größe zu, und der Nerv N' des Antennenschaftes theilt sich in zwei Stränge. Mit dem Ausschlüpfen des Imago und der Erhärtung der Chitinschicht ist die Entwicklung zum Abschluss gelangt.

Bei dem Weibchen ist, wie man schon aus der Ähnlichkeit des Imaginalorgans schließen kann, die Entwicklung fast dieselbe wie bei *Mochlonyx*. Die Stützstäbchen werden wie bei dem Männchen gebildet. Die anderen nervösen Theile entstehen aus einer Falte genau in der oben beschriebenen Weise.

Es lassen sich zwischen dem Männchen der Culiciden und Chironomiden gewisse Unterschiede erkennen, während bei dem Weibchen Gestalt und Bau des Organs fast dieselben bleiben. Diese Unterschiede erscheinen vielleicht am deutlichsten dann, wenn wir versuchen, die bei dem Männchen vorkommenden Formen auf das einfachere Organ des Weibchens zurückzuführen.

Bei dem Weibchen sind die Stäbchen in geringerer Anzahl als bei dem Männchen vorhanden und einfach an der centralen Platte oder in deren Substanz befestigt. Diese Platte ist chitinöser Natur, aber nicht so hart wie die Chitinhülle des Gliedes. Meiner Meinung nach ist sie als die Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Gliede zu betrachten. Sie liegt entweder auf der ebenen distalen Fläche des Gliedes oder auf dem Boden einer seichten Einsenkung, in deren Mitte der Antennenschaft sitzt. Die Entwicklungsgeschichte ist, wie gesagt, in allen Hauptpunkten dieselbe und lässt sich in folgenden Worten kurz beschreiben:

Die erste Anlage des Johnston'schen Organs ist eine Faltung rings um die Basis des Antennenschlauches. Die Zellen dieser Falte differenziren sich in die Stäbchen- und Ganglienzellen; durch Verkürzung eines Theiles der Schlauchwandung wird die Falte umgedreht, so dass sie dicht an die Basis des späteren Antennenschaftes zu liegen kommt; die Oberfläche wird von einer einschichtigen, chitinabsondernden Hypodermis überzogen (Fig. 17 u. 18).

Das komplicirtere Organ des Männchens lässt sich leicht auf diese einfachere Form zurückführen. Dieses Organ ist bei dem Männchen zu einem bestimmten Zweck modificirt, während es bei dem Weibchen eine allgemeinere Bedeutung besitzt. Seine Funktion erfordert eine viel größere Anzahl empfindender Stäbchen als bei dem Weibchen und eine entsprechend große Anzahl Ganglienzellen. Dadurch wird das Organ erheblich größer. Aber durch die Zunahme der Stäbchenzahl ist noch eine weitere Modifikation bedingt. Die vielen Stäbchen nämlich endigen nicht mehr einfach an der Gelenkhaut, sondern treten mit Fortsätzen derselben (Fig. 1 u. 2 in Verbindung, welche begreiflicherweise für die Befestigung der Stäbchen eine größere Fläche darbieten. Diese Fortsätze entstehen als Absonderungen in einem Abschnitt, der ursprünglich der Oberfläche der Hypodermis zugehört, aber durch die in den früheren Entwicklungsstadien stattfindende Faltung zwischen zwei Zellenschichten zu liegen kam. Die Verschiedenheit in der Anordnung der Stäbchen bei Culiciden und Chironomiden, welche die abweichende Gestalt des ganzen Organs bedingt, wird durch die verschiedene Entwicklung dieser beiden Schichten erzeugt. Bei den Culiciden entwickeln sich vorwiegend die Zellen der späteren hinteren Schicht zu Stäbchen und Ganglienzellen, während die Zellen der vorderen Schicht nur geringen Antheil an der Bildung dieser Elemente nehmen. Durch diese überwiegende Entwicklung der hinteren Schicht der Falte wird diese einseitig, und die größere hintere Schicht biegt sich nach vorn um (Fig. 12, 13 u. 14). Die Grenzlinie zwischen den beiden Schichten der Falte muss diese Biegung gleichfalls mitmachen. In dieser Grenzlinie werden die sog. Chitinfortsätze (Fig. 14 u. 15 *A*) der Platte oder Gelenkhaut abgesondert.

Bei den Chironomiden andererseits ist der Entwicklungsvorgang in gewissem Sinne umgekehrt. Die Anlage der Stäbchen und Ganglienzellen entsteht gleichfalls als Falte in dem basalen Theil der Wandung des Antennenschlauches (Fig. 25 *E*). Diese Falte liegt kurz nach ihrer Entstehung so, dass eine Schicht derselben als äußere, die andere als innere erscheint (Fig. 26). Durch die stattfindende Umdrehung wird nun das vordere Ende der Falte, nämlich die Stelle ihres Überganges in die definitive Hypodermis nach innen gegen den Antennenschaft hin gezogen. Hier nehmen beide Schichten der Falte an der Bildung der Stäbchen und der Ganglienzellen Theil, die äußere Schicht aber in viel größerem Maße als die innere, so dass im Laufe der Entwicklung die Falte sich nicht nach vorn biegt, sondern mit ihrem freien Ende nach hinten gerichtet bleibt (Taf. XXXI, Fig. 23). Die Stäbchen legen sich auf beiden Seiten der Grenzlinie zwischen den beiden Schichten, hauptsächlich aber, wie gesagt, auf der äußeren Seite, und die Chitinfortsätze (Fig. 23 *A*) werden hier ebenfalls zwischen den beiden Schichten der Falte als lange, sich nach hinten zu biegende Fortsätze der Platte abgesondert. Auf diese Weise erklärt sich also in beiden Fällen die verschiedene Gestaltung des Organs. Mit der freien, nach hinten liegenden Seite, resp. dem Ende der Falte, tritt der Nerv in Verbindung und setzt sich zwischen die Ganglienzellenschichten fort.

Das Vorkommen von Stützstäbchen bei den Chironomiden, das im Gegensatz steht zu dem Mangel derselben bei den Culiciden, lässt sich mit vieler Wahrscheinlichkeit aus der größeren Länge der Chitinfortsätze bei den ersteren erklären. Bei den Culiciden nämlich ist der Fortsatz im Verhältnis zu dem der Chironomiden sehr kurz und dick, so dass er die Last der Stäbchen und Zellen ohne Deformirung tragen kann. Bei den Chironomiden dagegen ist er sehr lang und schlank, und stark mit Stäbchen belastet. Es scheint mir, dass gerade hier die Stützstäbchen nöthig sind, um zu großen Druck der Theile gegen einander und eine dadurch erfolgende Deformation des ganzen Organs zu vermeiden. Vielleicht steht dies auch mit der großen Feinheit der Stäbchen selbst in Zusammenhang, denn auch bei dem Weibchen der Chironomiden sind die Stützstäbchen vorhanden, wenngleich in geringerer Anzahl als bei dem Männchen. Die Anordnung der Ganglienzellen in zwei Schichten bei den Chironomiden und bei *Culex*, sowie den entsprechenden doppelten Verlauf der Nervenfasern erwähne ich hier als eine (dem Verhalten von *Culex* gegenüber) charakteristische Thatsache. Wahrscheinlich deutet sie auf Verschiedenheiten in der centripetalen Leitung hin, deren Gründe zu erörtern, nicht der Zweck dieser Arbeit sein kann.

Die verschiedenen Formen des Johnston'schen Organs bei den Culiciden und Chironomiden lassen sich also, wenigstens so weit ich sie bis jetzt untersucht habe, auf eine gemeinschaftliche Form zurückführen, und zwar auf die Form des Organs, welche sich bei dem Weibchen von *Mochlonyx* (Taf. XXX, Fig. 16) oder *Chironomus* findet. Ich will hier die Ergebnisse dieser Untersuchung in Form einer allgemeinen Beschreibung zusammenfassen:

Das große zweite Glied der Antenne, das dem ringförmigen, reichlich mit Muskeln ausgestatteten Basalglied aufsitzt, enthält ein hochentwickeltes Sinnesorgan, das Johnston'sche Organ. Die nervösen Endelemente bilden sich aus Hypodermiszellen zu Stäbchen und Ganglienzellen um; ihre erste Anlage in der Larve ist eine ringförmige Falte in der Nähe des hinteren Endes des Antennenschlauches. Die Stäbchen werden durch Verlängerung und gewöhnlich auch durch Verschmelzung von Hypodermiszellen gebildet und endigen entweder einfach an der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Gliede (Weibchen), welche in Form einer kreisförmigen, gewöhnlich radiär verdickten Platte den Boden der Einsenkung auf der distalen Fläche des zweiten Gliedes bildet (wenn eine solche Einsenkung vorhanden ist) und den Antennenschaft in ihrer Mitte trägt, oder die Stäbchen endigen an Chitinfortsätzen dieser Gelenkhaut (Männchen), welche sich entweder nach vorn (Culiciden) oder nach hinten (Chironomiden) biegen und die Stäbchen hauptsächlich auf der hinteren Seite (Culiciden) oder auf der vorderen (äußeren) Seite (Chironomiden) tragen. Die Verbindung mit dem Cerebralganglion wird in allen Fällen durch einen sehr großen Nerv hergestellt, welcher nach allen Seiten hin mit den Ganglienzellenschichten in Verbindung steht und aus seiner Mitte zwei Stränge abgiebt, die den Antennenschaft versorgen.

Wie ich am Anfang dieser Arbeit erwähnte, wurde ich durch die hohe Entwicklung des Johnston'schen Organs bei den Culiciden und Chironomiden und seinem ziemlich konstanten Typus veranlasst, ein homologes Organ auch bei solchen Insekten zu suchen, deren Antennen eine mehr gleichmäßige Bildung zeigen, jedenfalls der Anschwellung des zweiten Gliedes entbehren, die den Culiciden und Chironomiden so eigenthümlich ist. Die Ergebnisse dieser weiteren Untersuchungen haben meine Vermuthung vollauf bestätigt, indem ich zunächst bei anderen Dipteren gleichfalls im zweiten Glied der Antenne ein Sinnesorgan fand, welches große Ähnlichkeit mit der einfachen Form des *Mochlonyx*-Weibchens erkennen ließ. Durch diese Resultate angespornt, bin ich sodann zu anderen Insektenordnungen übergegangen, und zwar gleichfalls mit positiven Ergebnissen. Obwohl dieser Theil meiner Untersuchung bis jetzt noch nicht zum Abschluss gekommen ist, dürfte es doch am Platze sein, einige wenige Formen aus verschiedenen Ordnungen vorläufig herauszugreifen und an diesen die auffallende Übereinstimmung im Bau des betreffenden Organs darzulegen. Bei einer späteren Gelegenheit hoffe ich Genaueres über die Verbreitung und die Struktur desselben veröffentlichen zu können.

Pachyrhina pratensis (Diptera).

Dieses Insekt, wie die oben beschriebenen zu der Unterordnung der Nematoceren gehörig, besitzt 5 mm lange, 14gliederige, schlanke, geknickte Antennen. Das Basalglied ist fast 1 mm lang und enthält Muskeln. Das zweite Glied ist, abgesehen vom Endglied, das kleinste und liegt gerade vor der Knickung der Antenne. Sein hinteres Ende ist cylindrisch, sein vorderes kugelig aufgetrieben. Seine distale Fläche wird durch die Gelenkhaut gebildet, welche mit dem ersten Glied des langen Schaftes in Verbindung steht. Die Glieder des Schaftes sind mit Ausnahme des kleinen zugespitzten Endgliedes alle gleich geformt. An der etwas verdickten Basis eines jeden Gliedes sitzen wenige 0,5 mm lange Haare. Die Oberfläche der Schaftglieder ist dicht mit kurzen durchsichtigen borstenartigen Gebilden besetzt, welche auf ihrem freien Ende je einen kleinen Knopf tragen.

Das zweite Glied enthält auch hier das Johnston'sche Organ, und zwar in seinem vorderen mehr oder minder kugeligen Theil. Die Fig. 27 (Taf. XXXI) ist nach einem Längsschnitt der Antenne gezeichnet. Eine Vergleichung mit der Fig. 16 (Taf. XXX) zeigt den Grad der Ähnlichkeit mit dem Verhalten bei *Mochlonyx*. Die distale Fläche wird durch die Gelenkhaut *P* gebildet, welche sich am Seitenrande mit dem Chitin (*C'*) des zweiten Gliedes, und an dem Mittelrand mit dem Chitin (*C''*) des ersten Schaftgliedes verbindet. In der Mitte bleibt eine Öffnung, durch welche der Nerv (*N''*) und die Trachee (*T*) in den Schaft treten. In der Gelenkhaut ist ein Chitinring (*B* im Querschnitt gesehen) eingelagert, der sich auch bei *Mochlonyx* findet. Die Seitenflächen des

Gliedes werden durch die 0,01 mm dicke Chitinhülle (*C′*) gebildet, auf deren ganzen Oberfläche kurze feine Borsten sich finden. Dicht unter der Chitinhülle ist die einschichtige, aus kleinen Zellen bestehende Hypodermis (*H*). Der sonstige Inhalt des Gliedes besteht fast ausschließlich aus Nervenelementen. Der Antennennerv (*N*) giebt nach seinem Eintritt in das zweite Glied Nervenstränge (*N′*) nach allen Seiten ab und setzt sich dann weiter in den Schaft fort (*N″*). Diese Stränge verlaufen schräg nach der Seitenfläche des Gliedes und treten in eine Ganglienzellenmasse ein (*St.G*). Die einzelnen Zellen sind länglich, mit der Längsachse der Antennenachse annähernd parallel. Sie sind mit deutlichen Kernen ausgestattet und lassen manchmal am proximalen Ende den Übergang in eine Faser des Nerven (*N′*) deutlich erkennen. Das peripherische Ende verjüngt sich in einen langen, allmählich dünner werdenden Fortsatz, welcher nach der distalen Fläche des Gliedes verläuft, um in der Gelenkhaut zwischen dem Ring *B* und der Basis des Schaftes zu endigen. Auf der Oberfläche der einzelnen Ausläufer liegen je ein oder zwei kleine Kerne. Die Fortsätze oder, wie ich sie nennen will, die Stäbchen, haben nicht alle gleiche Länge, da die Zellen, aus denen sie entspringen, verschieden weit entfernt von der Gelenkhaut liegen. Die Länge der längsten Stäbchen mit ihren Zellen (von dem Eintritt der Nervenfasern in die Zelle bis zur Gelenkhaut gerechnet) ist ungefähr 0,08 mm. Diese Endorgane bilden einen hohlen Cylinder, oder richtiger gesagt, einen abgestumpften hohlen Kegel um den centralen Raum und den Schaftnerv. Die Stäbchen liegen übrigens nicht gleichmäßig im ganzen Umkreis des Kegels vertheilt, sondern in kleine Gruppen geschieden. Dies lässt sich besonders gut erkennen in einem Längsschnitt, dessen Schnittebene die Tangentialebene des Kegels ist. In einem solchen Schnitt sieht man, dass die Zellen ziemlich gleichmäßig geordnet sind, dass aber die Stäbchen bald nach ihrem Ursprung aus den Zellen in Gruppen zusammentreten. Jede Gruppe endet in einen besonderen kleinen Porus in der Gelenkhaut, welcher nach außen geschlossen zu sein scheint. Diese gruppenweise Anordnung erinnert an die Stäbchengruppen der Culiciden und Chironomiden. Die Entwicklungsgeschichte habe ich nicht untersucht, allein ich glaube, dass die Zellen und Stäbchen (*St.G*) auch hier als modificirte Hypodermiszellen ihren Ursprung nehmen.

Vespa vulgaris (Hymenoptera).

Die Antenne ist 6—7 mm lang, 13gliederig, etwas keulenförmig und in der Nähe der Basis stark geknickt. Das Basalglied ist wenig über 1 mm lang und enthält verschiedene Muskeln. Es ist mit dem zweiten Glied durch eine Gelenkhaut verbunden, welche eine vielseitige Bewegung gestattet. Das zweite Glied ist das kürzeste von allen und hat fast cylindrische Gestalt (Taf. XXXI, Fig. 28). Es liegt gerade vor der Knickung der Antenne. Die anderen 12 Glieder bilden einen langen »Schaft«, dessen stark chitinige Oberfläche mit kleinen Poren besetzt ist. Auch bei dieser Form ist es das kleine zweite Glied, welches das in allen wesentlichen Beziehungen mit *Pachyrhina* übereinstimmende Johnston'sche Organ enthält (Fig. 28). Das betreffende Glied hat, wie gesagt, eine nahezu cylindrische Gestalt, ist jedoch auf der dorsalen Seite der Antenne (der äußeren Seite der Knickung und der rechten der Abbildung Fig. 28) etwas länger (0,25 mm) als auf der anderen (0,18 mm). Der Durchmesser des Querschnittes misst 0,25 mm. Das Glied ist an beiden Enden offen; die hintere Öffnung erscheint aber durch eine hauptsächlich auf der dorsalen Seite der Antenne ausgebildete Umbiegung der Chitinhülle nach innen zu etwas verengt. Das hintere Ende des dritten Gliedes (*C''*) passt genau in das vordere Ende des zweiten, und beide sind durch einen Gelenkhautring (*P*) verbunden. Dieser ist auf der äußeren Fläche der Antenne schwach ausgebildet, wölbt sich aber nach innen und hinten vor. Die Dicke der Chitinhülle ist an verschiedenen Stellen des Gliedes verschieden. Sie beträgt am vorderen Ende 0,03 mm, in der Mitte aber nur 0,015 mm. Die Oberfläche ist mit kurzen Borsten besetzt. Der große Antennennerv (*N*) giebt im vorderen Theil des Basalgliedes Stränge nach allen Seiten ab (*N'*), welche in das zweite Glied eintreten und sich hier mit Sinneszellen (*St.G*) verbinden. Diese Zellen besitzen deutliche Kerne, sind länglich und von verschiedener Größe, die größten sind ungefähr 0,03 mm lang und 0,01—0,015 mm breit. Sie liegen wie bei *Pachyrhina* mit der Längsachse der Antennenachse parallel. Ihr vorderes Ende ist in einen langen Ausläufer ausgezogen, welcher, einen oder zwei Kerne auf seiner Oberfläche tragend, sich als Stäbchen nach der Gelenkhaut (*P*) zu fortsetzt und in dieselbe eintritt, in ihr auch fast bis an die Oberfläche verfolgt werden kann (*K*). Die Länge der längsten Stäbchen mit den Zellen ist auf der dorsalen Seite der Antenne 0,2 mm, auf der ventralen 0,15 mm. Die Anordnung dieser Endorgane um den centralen Raum des Gliedes ist dieselbe wie bei *Pachyrhina*. Die Zellen sind ziemlich gleichmäßig angeordnet und liegen dicht an einander; hier und da sind auch kleine chromatinreiche Kerne zwischen sie eingestreut. Die Stäbchen selbst sind in Gruppen getrennt, von denen jede in einen Porus (*K*) der Gelenkhaut eintritt. Die Übereinstimmung dieses Organs mit den oben beschriebenen ist ohne Weiteres klar.

Melolontha vulgaris (Coleoptera).

Die Antenne ist zehngliederig und mit einer aus sieben Gliedern bestehenden Blätterkeule ausgestattet. Das Basalglied ist groß und enthält viele Muskeln. Das zweite Glied ist wie das dritte Glied lang und annähernd cylindrisch (Taf. XXXI, Fig. 29); die Länge desselben beträgt 0,65 mm, seine Dicke 0,25 mm im hinteren, 0,33 mm im vorderen Theil. Die Chitinhülle ist 0,04 mm dick, auf der äußeren Fläche fast glatt und innen wie gewöhnlich von einer Hypodermis überzogen. Nach vorn ist das Glied weit offen, am hinteren Ende aber wird die Öffnung durch die Gelenkhaut etwas verengt. Das dritte Glied sitzt dem vorderen Ende wie bei *Vespa* auf, so dass hier auch die Gelenkhaut (*P*) bis auf einen nach innen etwas hervortretenden Ring reducirt ist. Die Anordnung der Nervenendigungen ist wesentlich dieselbe wie bei *Pachyrhina* und *Vespa*. Von dem Antennennerv (*N*) treten nach allen Seiten Stränge in die hintere Hälfte des zweiten Gliedes ein, welche nach vorn verlaufend, in die Zellenmasse (*St.G*) eindringen. Die ziemlich großen Zellen gehen in lange Ausläufer über, welche gruppenweise in Poren der Gelenkhaut endigen. Die Zellen sind in geringerer Anzahl als bei *Vespa* vorhanden und liegen in verschiedener Höhe, so dass die Masse derselben im Längsschnitt (Fig. 29 *St.G*) lang und bandförmig und nicht viel breiter erscheint als der Nerv *N'*. Innerhalb dieses Nerven wie zwischen den Stäbchenzellen erkennt man noch kleinere längliche chromatinreiche Kerne.

Epinephele janira (Lepidoptera).

Die Antenne ist vielgliederig mit keulenförmigem Ende. Das Basalglied ist groß, annähernd kugelig und enthält Muskeln zur Bewegung der Antenne. Mit dem Basalglied ist das zweite Glied durch eine Gelenkhaut verbunden, welche eine ausgiebige Bewegung gestattet. Das zweite Glied ist kurz gedrungen (0,15 mm lang und 0,3 mm breit) und nach vorn und hinten weit offen (Fig. 30). Auf dem vorderen Ende sitzt das dritte Glied, genau in die Öffnung passend und durch einen Gelenkhautring (*P*) damit verbunden. Die Außenfläche der 0,01 mm dicken Chitinhülle ist mit Schuppen und Haaren, welche in der Fig. 30 nicht eingezeichnet sind, bedeckt. Der Antennennerv (*N*) giebt wie bei den oben beschriebenen Formen beim Eintritt in das zweite Glied nach allen Seiten hin Stränge (*N'*) ab, welche nach der Peripherie verlaufen, nach vorn sich umbiegen, und schließlich in große längliche Zellen (*St.G*) mit blassen Kernen und einem oder mehreren deutlichen Kernkörperchen übergehen. Die Zellen bilden einen der Peripherie anliegenden Ring von geringer Höhe. Die Richtung der einzelnen Elemente des Ringes ist wie bei *Vespa* u. A. der Längsachse der Antenne parallel. Die Zellen verjüngen sich vorn in Ausläufer (Stäbchen), welche in der Gelenkhaut endigen. Die Länge der einzelnen Zellen mit ihren Ausläufern beträgt durchschnittlich 0,1 mm, wovon ungefähr die eine Hälfte auf die Zelle, die andere auf das Stäbchen entfällt. Auch hier finden sich zwischen den Zellen und Stäbchen unregelmäßig zerstreut kleine chromatinreiche Kerne. Eine Trennung der Stäbchen in Gruppen lässt sich nicht erkennen, sie endigen vielmehr gleichmäßig vertheilt in der Gelenkhaut.

Im Ganzen habe ich bis jetzt 24 Genera auf das Vorhandensein des JOHNSTON'schen Organs untersucht. Dieselben sind:

Orthoptera	*Locusta*, *Stenobothrus*.
Odonata	*Libellula*.
Rhynchota	*Aphis*, *Strachia*.
Nemoptera	*Sialis*.
Panorpata	*Panorpa*.
Trichoptera . . .	*Phryganea*.
Coleoptera	*Melolontha*.
Lepidoptera . . .	*Epinephele*.
Hymenoptera . .	*Formica*, *Vespa*, *Bombus*.
Diptera	*Musca*, *Sarcophaga*, *Helophilus*, *Syrphus*, *Tabanus*, *Pachyrhina*, *Tanypus*, *Chironomus*, *Corethra*, *Mochlonyx*, *Culex*.

Als Hauptergebnis dieser Untersuchungen kann ich anführen, dass mit Ausnahme der beiden Orthopterengattungen alle das JOHNSTON'sche Organ mehr oder minder modificirt aufweisen. Bei den untersuchten *Orthopteren*, *Locusta* und *Stenobothrus* habe ich im zweiten Antennenglied ein Sinnesorgan mit großen Zellen und langen faserartigen Ausläufern, aber mit anderer Anordnung der Theile beobachtet. Eine weitere Untersuchung ist nothwendig, um eine genaue Beschreibung zu ermöglichen und seine Beziehung zu dem bei den anderen Ordnungen vorkommenden Organ festzulegen.

Das allgemeine anatomische Ergebnis meiner Untersuchung lässt sich folgenderweise zusammenfassen.

Bei wenigstens neun verschiedenen Insektenordnungen ist ein Sinnesorgan (das JOHNSTON'sche Organ) vorhanden, welches überall an derselben Stelle, nämlich im zweiten Antennenglied, gefunden wird. Bei den Culiciden und Chironomiden ist dieses Organ in Beziehung zum Geschlechtsleben getreten und erscheint in Folge dessen bei dem Männchen weiter ausgebildet, während es bei dem Weibchen die einfachere allgemeine Gestalt behält.

Funktion des Johnston'schen Organs.

Ehe ich meine eigenen Ansichten über die Funktion des Johnston-schen Organs begründe, will ich auf das zurückkommen, was von den früheren Autoren über die Bedeutung desselben angegeben worden ist.

Johnston ('55), der Erste, der das Organ von *Culex* als Sinnesorgan erkannte, betrachtete es, wie schon aus dem Titel seiner Arbeit hervorgeht, als Gehörorgan. Seine Hypothese über die Funktion beruht auf der Annahme, dass die Schallschwingungen der Luft auf die langen Haare übertragen und durch den Schaft bis zu der »Kapsel« geleitet werden, wo sie durch das »intracapsular fluid« auf die ausgebreiteten Nervenenden einen Reiz ausüben sollen. Das Insekt soll Intensität, Tonhöhe und Richtung des Schalles wahrnehmen können. Der Grund für die höhere Entwicklung des Organs bei dem Männchen liegt in der Thatsache, dass das Männchen das Weibchen in der Dämmerung oder Nacht aufsucht; da es nicht sehen kann, so ist ihm ein hochentwickelter Gehörsinn nothwendig.

Diese Hypothese stützt A. M. Mayer ('74) durch bestätigende Versuche an lebenden Männchen (*Culex*), welche beweisen, dass gewisse Haare der Antenne in sehr starke Mitschwingung gerathen, wenn man eine Stimmgabel, welche denselben Ton wie das Weibchen erzeugt, in ihrer Nähe tönen lässt, während andere Haare bei anderen Tönen mitschwingen. Aus seinen Versuchen schließt Mayer, dass das Insekt ein Gehörorgan besitzt, welches die Töne der mittleren und höheren Oktaven des Klaviers empfindet. Er behauptet weiter, dass das Insekt durch die verschiedene Größe der Schwingung der Haare an beiden Antennen die Richtung der Schallquelle wahrnehmen, und so seinen Weg zum Weibchen finden könne. Nach Mayer findet wahrscheinlich keine Analyse der Töne statt, es hat vielmehr die Stimmung der Haare auf verschiedene Töne ihren Grund in der Verschiedenheit der von dem Weibchen erzeugten Töne.

In seinen drei Arbeiten über *Culex* hat Hurst ('90a, b, c) die Struktur des Organs etwas genauer als Johnston untersucht, giebt aber über dessen Funktion nichts Neues an. Er nimmt die Hypothese von Johnston und Mayer an nur in so weit mit einigen geringen Modifikationen, um sie in Einklang mit den Ergebnissen seiner anatomischen Untersuchung zu bringen. Der Reiz soll auf die Nervenendigungen

(»rod cells«) durch die zwischen ihren Spitzen liegenden Fortsätze des »Tympanum« übertragen werden.

Meiner Meinung nach ist die Hypothese von Johnston und Mayer, die, so weit ich weiß, die einzige über die Funktion des Johnston'schen Organs geblieben, im Allgemeinen richtig. Auch ich bin davon überzeugt, dass dieses Organ bei *Culex* und natürlich bei den anderen Culiciden und Chironomiden als Gehörorgan funktionirt. Es scheint mir aber, dass die Behauptung von Johnston, dass das Insekt die Tonhöhe, die Intensität und die Richtung der Schallquelle mittels dieses Organs wahrnehmen könne, kaum berechtigt ist; ich möchte auch nicht mit Hurst behaupten, dass dieses nur zur Empfindung eines aus bestimmter Richtung kommenden Tones von ganz bestimmter Tonhöhe, nämlich des Tones des Weibchens diene. Meine Ansicht ist vielmehr die folgende: der ganze Antennenschaft mit seinen langen Haaren scheint mir bei dem Männchen als ein Apparat, welcher in hohem Grade gegen Luftschwingungen empfindlich ist; seine Verbindung mit der Platte oder dem »Tympanum« des zweiten Gliedes ist aber eine solche, dass eine Übertragung dieser Schwingungen auf die Platte sehr leicht denkbar ist. Mit der Platte werden die Chitinfortsätze gleichfalls mitschwingen, und es werden hierdurch die darauf sitzenden Stäbchen gereizt werden. Was für eine Empfindung durch diesen Reiz verursacht wird, ist meiner Überzeugung nach unmöglich mit Bestimmtheit zu sagen. Die Empfindung beruht nicht nur auf dem physikalischen Bau eines Sinnesorgans, sondern auch und hauptsächlich auf der centralen Verbindung und der Anordnung der Elemente im Gehirn, und ehe wir diese verstehen, haben wir eigentlich kein Recht, von Gehör, Geschmack oder einer anderen Sinneswahrnehmung bei Thieren, wo die nervösen Apparate von den unserigen so erheblich verschieden sind, zu reden. Trotzdem fasse ich das Johnston'sche Organ als Gehörorgan auf, da es im höchsten Grade wahrscheinlich ist, dass es zur Empfindung von Schallschwingungen dient, nur muss nicht dabei vergessen werden, dass dieses Gehör durchaus verschieden von unserem Hören sein kann und wahrscheinlich auch ist. Wie gesagt, scheint mir der große Schaft zur Aufnahme von Luftschwingungen besonders geeignet. Dass aber der einzige Zweck des Organs die Empfindung des von dem Weibchen erzeugten Tons sei, kann ich keineswegs zugeben. Durch die Versuche von Mayer wird nachgewiesen, dass verschiedene Haare bei verschiedenen Tönen mitschwingen. Ferner habe ich durch eigene Beobachtung bemerkt, dass *Culex* und die anderen Mücken, die gegen Abend in Schwärmen umherschweben, sehr empfindlich gegen Schallschwingungen sind, und zwar nicht allein gegen die höheren, sondern auch gegen tiefe Töne. Wenn man in der Nähe eines Schwarmes einen tiefen Ton singt, geräth der ganze Schwarm augenblicklich in Verwirrung, welche ein paar Sekunden andauert. Man kann ja denken, dass bei den Mücken nur ein Theil der Obertöne des gesungenen Tones empfunden wird. Jedenfalls aber ist der Oberton, der dem von dem Weibchen erzeugten Tone gleicht, unter den angenommenen Verhältnissen so schwach, dass er meines Erachtens kaum wahrnehmbar sein möchte.

Schwache Geräusche haben dieselbe Wirkung, natürlich in geringerem Grade. Gleiches habe ich beim Pfeifen einer Lokomotive beobachtet, auch wenn diese noch ein oder zwei Kilometer entfernt war. Wenn man mit einem Boot in die Nähe eines Mückenschwarmes kommt, wird der ganze Schwarm durch ein plötzliches Geräusch, z. B. durch das Einschlagen der Ruder, in wilden Tanz versetzt und fliegt häufig fort oder löst sich auf. Da man aber mit großer Vorsicht auch bei ziemlich rascher Bewegung bis in unmittelbare Nähe gelangen kann, ohne dass die Mücken irgendwie reagiren, so folgt, dass die Störung durch den Schall und nicht etwa durch einen Gesichtseindruck verursacht wird. Aus diesen Beobachtungen lässt sich natürlich nichts über die Lage der Gehörorgane schließen; es wird dadurch nur bewiesen, dass die Mücken sehr empfindlich gegen Schall sind. Aber weil gerade bei diesen Insekten ein Organ vorkommt, welches zur Aufnahme von Luftschwingungen besonders eingerichtet erscheint, ist die Wahrscheinlichkeit eines Zusammenhanges mit jenem Verhalten sehr groß. Ich glaube also, dass unsere Insekten nicht nur den Ton des Weibchens, sondern auch andere Töne und Geräusche mittels dieser antennalen Organe wahrnehmen können.

Die überwiegende Entwicklung dieses Organs bei dem Männchen andererseits lässt ohne Zweifel erkennen, dass irgend eine Beziehung zu der geschlechtlichen Funktion vorliegt. Die Hypothese, dass das Organ bei der Aufsuchung des Weibchens in der Dämmerung oder dunkeln Nacht behilflich sei, scheint mir sehr annehmbar, zumal ja nach der Entwicklung des betreffenden Organs zu schließen auch andere Sinnesperceptionen bei den männlichen Insekten vorwalten. Wenn dies aber der Fall ist, dann muss das männliche Insekt in irgend einer Weise den Ton des Weibchens von anderen Tönen und eben so die Richtung, aus welcher derselbe kommt, unterscheiden können. Wie man sich dies vorstellen kann, lässt sich aus den Versuchen von Mayer ersehen. Wenn ein Ton von derselben Höhe wie der des Weibchens erzeugt wird, geräth ein Theil der Haare in sehr starke, andere in schwächere Mitschwingung. Dieselben Haare, die hier stark mitschwingen, können auch durch andere Töne in Bewegung gesetzt werden, aber nur in geringem Grade. Hiermit ist also eine Möglichkeit der Unterscheidung der Töne durch die Stärke der erzeugten Mitschwingung gegeben. Eine Empfindung der Tonhöhe im menschlichen Sinne braucht desshalb keineswegs stattzuhaben. Andere Töne sowie auch Geräusche können eine allgemeine Mitschwingung des Schaftes oder eine schwache Mitschwingung einiger oder aller Haare hervorrufen; sobald aber ein Ton, welcher der Höhe nach annähernd mit dem Ton des Weibchens übereinstimmt, erzeugt wird, so wird die Mitschwingung in hohem Grade verstärkt. Die dadurch erzeugte Empfindung erregt wahrscheinlich den Geschlechtstrieb des Männchens, worauf dann die Aufsuchung der Schallquelle, d. h. des Weibchens, beginnt.

Wenn aber diese Empfindung bei der Aufsuchung des Weibchens von Nutzen sein soll, dann muss das Männchen auch unterscheiden können, in welcher Richtung die Schallquelle liegt. Die Möglichkeit einer solchen Unterscheidung wird gleichfalls durch die Versuche von Mayer erwiesen. Wenn die Luftschwingung in der Richtung der Längsachse eines Haares kommt, findet keine Mitschwingung statt, und wenn die Richtung der Luftschwingung einen rechten Winkel mit dem Haare bildet, erreicht die Mitschwingung ein Maximum. Von dieser Thatsache ausgehend ist es leicht einzusehen, wie durch eine Bewegung der Antenne die Empfindung schwächer oder stärker werden kann, je nachdem der Winkel zwischen der Schallrichtung und der Längsachse der Haare kleiner oder größer wird. Wenn z. B. die Haare einer Antenne durch den Ton des Weibchens in stärkere Schwingung gerathen als die der anderen, so kann man sich denken, dass das Insekt die Antennen so lange bewegt, bis die Schwingung beider Antennen gleich groß ist, und dann geradeaus fliegt. Allerdings kann nicht verschwiegen werden, dass Schwingungen, die von entgegengesetzten Seiten kommen, durchaus die gleiche Wirkung auf die Haare der beiden Antennen haben müssen. Es könnte daher eintreten, dass das Männchen zunächst anstatt sich dem Weibchen zu nähern, sich von demselben entfernte. Andererseits ist aber auch möglich, dass die von hinten kommenden Schallwellen durch den Körper so weit gedämpft werden, dass eine Unterscheidung derselben von den von vorn kommenden immerhin möglich wäre.

Wenn diese Hypothese die richtige ist, so muss unser Organ also als ein Gehörorgan aufgefasst werden, welches geeignet ist, Schallschwingungen aufzunehmen, und den Ton des Weibchens von anderen Tönen zu unterscheiden. In Folge der Zusammenwirkung beider Antennen kann das Insekt die Richtung einer Schallquelle erkennen und seinen Flug danach richten.

Ob die Unterscheidung der Tonhöhe deutlich ist, ist mir sehr zweifelhaft. Ich glaube jedenfalls, dass die bei *Culex* und *Corethra* vorkommenden Verschiedenheiten in der Länge der Stäbchen nicht damit in Zusammenhang stehen. Bei den erwähnten Insekten sitzen die längeren Stäbchen auf der Basis der Fortsätze, die kürzeren auf ihren Spitzen. Durch eine Schwingung der Platte wird der Fortsatz in seiner ganzen Länge in Schwingungen versetzt, und es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dass eine jede Schwingung sämmtliche darauf befestigte Stäbchen reizen muss.

Es entsteht nun noch die Frage, was für eine Empfindung diese Schallschwingungen erzeugen. Wie gesagt, wissen wir eigentlich nichts darüber, so dass wir uns auf Vermuthungen beschränken müssen. Es ist wohl bekannt, dass wir die Schwingungen einer Stimmgabel durch die Körperhaut, z. B. mit dem Finger empfinden und rasche Schwingungen ziemlich deutlich von langsamen unterscheiden können. Auf diese Weise bilden wir uns aber keine Vorstellung über die Tonhöhe; wir haben davon nur die Empfindung rascher oder langsamer folgender Druckwirkungen. Wir können uns zunächst eine Vorstellung durch die Stärke dieser Eindrücke über die relative Intensität der Schwingung bilden. Es scheint mir nun sehr wahrscheinlich, dass die durch das Johnston'sche Organ erzeugte Empfindung ihrer Natur nach eine solche Tastempfindung ist. Den Antennenschaft mit seinen Haaren und Fortsätzen kann man gewissermaßen mit einer Stimmgabel vergleichen, deren Schwingungen auf die Stäbchen einen Reiz ausüben. Die Unterscheidung des Tons des Weibchens würde in diesem Fall auf die viel größere Intensität dieses Reizes zurückzuführen sein.

Die Empfindung von Schallschwingungen ist also meiner Meinung nach die Hauptfunktion des Johnston'schen Organs; ist sie aber auch seine einzige Funktion? Kann die Antenne mit ihrem langen Schaft und ihren kräftigen Haaren nicht auch als empfindliches Tastorgan dienen? Ist es nicht leicht denkbar, wenn Luftschwingungen nach den Endorganen in dem zweiten Glied übertragen werden, dass dann auch eine Berührung der Haare mit einem festen Gegenstand eine Art Schwingung oder eine gröbere Bewegung der Haare und dadurch des Schaftes und der Platte hervorrufen kann, in Folge deren die Stäbchen gereizt werden? Ich glaube diese Fragen mit Ja beantworten zu müssen, denn ich sehe keinen Grund ein, warum bei einer Berührung der Antenne mit einem festen Gegenstand eine mehr oder minder heftige Erschütterung oder Bewegung der Platte und eine Reizung der Stäbchen nicht stattfinden sollte.

Wenn aber dieses Organ auch zum Tasten dient, wie wird die

Tastempfindung von der Gehörempfindung unterschieden, oder ist eine solche Unterscheidung der beiden Empfindungen ausgeschlossen? Nach meiner Ansicht ist hier keine feste Grenze zwischen der Tast- und Gehörempfindung zu ziehen, da die sog. Gehörempfindung wahrscheinlich nichts als eine etwas modificierte Tastempfindung ist. Dass Schallschwingungen und mechanische Berührung durch Tasten graduell verschiedene Empfindungen auslösen, ist ja selbstverständlich. Das eigentliche Wesen der Empfindung aber wird dadurch nicht verändert. Der Schallreiz besteht aus einer mehr oder minder langen Reihe rasch auf einander folgender einzelnen Reize, während der Tasteindruck entweder einem einzigen Stoß oder einer Reihe ganz unregelmäßig auf einander folgender Stöße seinen Ursprung verdankt. Die durch diese Stöße erzeugte Bewegung der Antenne ist eine viel größere als die durch Luftschwingung hervorgerufene. Bei Berührung eines festen Gegenstandes kommt übrigens noch ein weiterer Faktor ins Spiel, welcher wahrscheinlich am meisten zu der Unterscheidung beiträgt. Die Antenne erleidet nämlich einen Widerstand gegen ihre Bewegung, was bei Luftschwingungen nicht oder nur in sehr geringem Grade der Fall ist. Ohne diesen Widerstand wäre eine Unterscheidung zwischen Schallreizen und Tastreizen überhaupt unmöglich, da ja ein scharfes plötzliches Geräusch einige unregelmäßige stoßartige Schwingungen erzeugen kann, welche auf das Johnston'sche Organ annähernd dieselbe Wirkung, wie die plötzliche Berührung der Antenne mit einem festen Gegenstand ausüben kann, nur dass dieselben nicht den gleichen Widerstand gegen die Bewegung der Antenne bieten.

Die große Entwicklung der Taster bei *Culex* macht es übrigens wahrscheinlich, dass auch sie als Tastorgane funktioniren können. Bei anderen Gattungen, wo die Taster viel kürzer sind, wird diese Funktion hauptsächlich von den Antennen ausgeübt werden. Diese Tastfunktion betrachte ich jedoch gewissermaßen wegen des geringen Grades der Beweglichkeit der Antenne als Nebenfunktion. Die Glieder des Schaftes sind nur wenig auf einander beweglich, und der Bewegungswinkel der ganzen Antenne ist verhältnismäßig gering.

Bei dem Johnston'schen Organ des Männchens der Culiciden und Chironomiden sind nach den angeführten Beobachtungen über den Bau des Organs im Allgemeinen die Stäbchen diejenigen Elemente, welche die Wahrnehmung der Schallschwingungen vermitteln, d. h. welche im Stande sind, auf eine Anzahl schnell auf einander folgender Reize getrennt zu reagiren. Die Gestalt und Struktur dieses Organs bei den Chironomiden-Männchen lässt sich vielleicht als Zeichen eines höheren Grades von Empfindlichkeit deuten. Die Stäbchen sind feiner und in größerer Anzahl vorhanden als bei den Culiciden, und auch die Fortsätze der Platte sind länger.

In Bezug auf das kleinere und einfacher gebaute Organ bei dem Weibchen der Culiciden und Chironomiden muss ich einige Bemerkungen hinzufügen. Bei dem Weibchen lässt die geringe Anzahl der empfindenden Elemente und überhaupt die einfache Struktur des Organs, sowie der Antenne erkennen, dass die Empfindlichkeit nicht so fein ist wie beim Männchen. Die langen Haare, welche bei dem Männchen die Schwingungen der von dem Weibchen erzeugten Töne aufzunehmen haben, fallen hier weg und werden durch wenige kürzere Haare vertreten; die Stäbchen endigen in der Platte selbst, nicht an Fortsätzen derselben. Das Organ ist wahrscheinlich als allgemeines Gehör- und Tastorgan zu betrachten. Jedenfalls wird der Schaft mit seinen wenigen Haaren auch hier durch Luftschwingungen in Mitschwingung versetzt und übt in Folge dessen einen Reiz auf die Stäbchen aus. Die Schwingung wird wahrscheinlich für alle innerhalb der Empfindungsgrenzen des Organs liegende Töne annähernd gleich sein. Ob das Weibchen die Richtung des Schalles erkennen kann, lässt sich nicht sicher bestimmen. Als Tastorgan lässt sich die Antenne des Weibchens eben so gut wie die des Männchens betrachten, zumal bei ihr die Beweglichkeit etwas größer als bei letzterem ist.

In Bezug auf die Funktion des Johnston'schen Organs bei denjenigen Insekten, bei denen dasselbe beim Männchen keine überwiegende Entwicklung zeigt, möchte ich noch ein paar Bemerkungen anfügen. Die früheren Angaben über Gehörorgane bei den Insekten sind mit Ausnahme der Arbeiten über die Gehörorgane der Orthopteren ('76) und die Chordotonalorgane ('81) sehr wenig übereinstimmend. Die verschiedensten Organe, ja sogar einige, die überhaupt nicht existiren, sind als Gehörorgane beschrieben worden. Einige Autoren haben die Vermuthung ausgesprochen, dass das Gehörorgan seinen Sitz in den Antennen habe, haben aber entweder keine bestimmten Organe beschrieben, oder aber solche, welche in die Kategorie der sog. Geruchsorgane der Antennen gehören.

Auch die Frage, ob die Insekten sämmtlich oder doch größtentheils einen Gehörsinn besitzen, ist noch keineswegs definitiv entschieden. Die Laute, welche verschiedene Insekten erzeugen, machen es allerdings wahrscheinlich, dass bei derartigen Insekten auch ein Gehörsinn vorhanden ist. Direkte Versuche an lebenden Insekten haben aber bis jetzt vielfach negative oder zum mindesten sehr zweifelhafte Resultate ergeben. Forel ('88) glaubt, dass die meisten Insekten überhaupt keinen Gehörsinn besitzen, während Lubbock ('83) es als wahrscheinlich betrachtet, dass Ameisen Töne hören können, welche außerhalb der Grenzen unseres Gehörvermögens gelegen sind und dass manche andere Insekten Gehörorgane auf verschiedenen Körpertheilen besitzen ('**89**). Wie oben angeführt wurde, zeigen meine eigenen Beobachtungen, dass die Mücken sehr empfindlich für Schallschwingungen sind. Versuche mit anderen Insekten habe ich bis jetzt nicht angestellt.

Unter solchen Umständen könnte es vielleicht gewagt sein, wenn ich aus der wahrscheinlichen Funktion des Johnston'schen Organs bei den Culiciden und Chironomiden schließen wollte, dass das Organ auch bei den anderen untersuchten Insekten ausschließlich als Gehörorgan funktionire. Ich glaube vielmehr, dass das Organ, obwohl es bei den erwähnten Familien hauptsächlich als Gehörorgan dient, damit doch nicht seiner ursprünglichen Funktion genügt. Die Lage des Organs im zweiten Antennenglied an der Basis der beweglichen Theile der Antenne, und die Endigungsweise der Nervenelemente in der Gelenkhaut deuten auf eine Funktion hin, welche den ganzen Antennenschaft in Anspruch nimmt. Diese Funktion ist jedenfalls zunächst als eine Empfindung von Tastbewegungen zu denken. Man kann sich leicht vorstellen, dass die durch das Betasten verschiedener Gegenstände verursachte Erschütterung des Antennenschaftes bis zur Gelenkhaut des zweiten Gliedes übertragen wird und hier einen Reiz auf die Stäbchen ausübt. Vielleicht kann das Insekt bei solchen Tastbewegungen sich über die Beschaffenheit der Gegenstände bis zu einem bestimmten Grade orientiren genau in derselben Weise, wie etwa blinde Menschen mittels eines in der Hand gehaltenen Stockes die Beschaffenheit des Bodens erkennen können.

Meiner Ansicht nach hat das Johnston'sche Organ auch ursprünglich einer solchen Funktion gedient; es übt dieselbe, sogar bei vielen oder den meisten Insekten noch jetzt aus. Dabei aber glaube ich gezeigt zu haben, dass bei einer weiteren Entwicklung der Antenne und der Nervenelemente des Organs, wie sie bei den Culiciden und Chironomiden stattgefunden hat, mit dieser Tastfunktion auch eine Gehörfunktion verbunden werden kann, indem Erschütterungen der feinen Antennentheile nicht nur durch Berührung fester Gegenstände, sondern auch durch Schallschwingungen erzeugt werden können. Die dadurch verursachte Gehörempfindung ist im Grunde eine modificirte Tastempfindung, was heut zu Tage ja auch von Manchen in Bezug auf den Gehörsinn der höheren Wirbelthiere und des Menschen angenommen wird.

Diese Hypothese von der Funktion des Johnston'schen Organs bedarf natürlich einer weiteren Bestätigung durch Beobachtung und Experiment, sowie durch weitere anatomische Untersuchungen. Ich erlaube mir aber sie auszusprechen in der Hoffnung, dadurch vielleicht einiges Licht auf die schwierige Frage der Sinnesempfindungen bei den Insekten werfen zu können.

Zusammenfassung.

1) Bei der Mehrzahl der Insektenordnungen findet sich im zweiten Antennenglied ein Sinnesorgan von hoher Entwicklung, das Johnston'sche Organ. Dieses Organ besteht im Wesentlichen aus Ganglienzellen, welche sich in lange stäbchenartige Ausläufer fortsetzen oder durch Fasern in Verbindung mit »Stäbchen« stehen. Die Stäbchen endigen zuweilen in Poren der Gelenkhaut zwischen dem zweiten und dritten Glied, oder an chitinösen Fortsätzen des peripherischen Randes derselben.

2) Bei den Männchen der Culiciden und Chironomiden erfährt das Johnston'sche Organ eine mächtige Entwicklung, während es bei den Weibchen eine einfachere, dem allgemeinen Typus näher stehende Gestalt behält. Diese überwiegende Entwicklung bei den Männchen deutet auf eine Beziehung zum Geschlechtsleben hin.

3) Die erste Anlage des Johnston'schen Organs in der Larve ist bei Culiciden und Chironomiden eine ringförmige Falte in der Nähe der Basis des in den Kopf eingestülpten hypodermalen Antennenschlauches. Aus dieser Falte entstehen die Ganglienzellen und Stäbchen, die letzteren gewöhnlich durch Verschmelzung von Zellen.

4) Die Funktion des Johnston'schen Organs ist im Allgemeinen ursprünglich die Empfindung von Tastreizen; es kann aber auch bei weiterer Entwicklung zur Empfindung von Schallschwingungen dienen. Die dadurch verursachte »Gehörempfindung« ist als eine modificirte Tastempfindung zu betrachten. Wenn dasselbe Organ als Tastorgan und als Gehörorgan dient, wie wahrscheinlich bei Culiciden und Chironomiden, dann wird das Insekt zwischen Tastreizen und Schallreizen durch den bei den ersteren vorhandenen Widerstand gegen freie Bewegung der Antenne unterscheiden können.

5) Bei den Männchen der Culiciden und Chironomiden hat das Organ zusammen mit der ganzen Antenne die weitere Aufgabe, den Ton, welchen das Weibchen erzeugt, von anderen zu unterscheiden und die Erkennung seiner Richtung zu ermöglichen. Die Unterscheidung dieses Tons geschieht wahrscheinlich durch die Stärke des dadurch erzeugten Reizes auf die Antennen, welche diesem Zweck besonders angepasst sind, während die Erkennung der Richtung der Schallquelle durch den Zusammenhang beider Antennen ermöglicht wird.

Leipzig, im Mai 1894.

Nachtrag.

Seit diese Arbeit dem Verleger übergeben worden ist, ist es mir gelungen durch weitere Untersuchung die Gegenwart eines Gebildes in dem »Stäbchen« des JOHNSTON'schen Organs von *Musca* zu konstatiren, welches ähnlich ist mit dem Stift des GRABER'schen Chordotonalorgans. Der Stift ist ziemlich lang und schlank, und der Scolopophor zeigt keine Anschwellung in dessen Gegend. Näheres darüber werde ich bei einer späteren Gelegenheit mittheilen.

In wie weit eine entsprechende Struktur dieses Organs sich bei anderen Insekten erkennen lassen wird, kann nur weitere Untersuchung entscheiden. LEYDIG[1] hat Stifte im zweiten Gliede der Antenne eines Weichkäfers (*Telephorus fuscus*) gesehen, welche wahrscheinlich dem JOHNSTON'schen Organ gehörten. GRABER (Litt.-Verz. '81) erwähnt Organe, in welchen er die Stifte nicht erkennen konnte, welche er aber in dieselbe Kategorie mit den stifteführenden stellt.

Das Verhältnis des JOHNSTON'schen Organs der Culiciden und Chironomiden zu den anderen Formen mit gewöhnlichen Stiften ist mir allerdings bis jetzt nicht klar. Eine gründliche Untersuchung der Ordnung der Dipteren dürfte vielleicht eine Erklärung ergeben.

In Bezug auf die Funktion des Organs wird meine Ansicht keineswegs durch diesen neuen Fund verändert.

Neapel, August 1894.

---

[1] LEYDIG, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Taf. X, Fig. 5.

Litteraturverzeichnis.

'94. C. M. CHILD, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Anz. Nr. 439.
'88. A. FOREL, Sensations des Insectes. Recueil Zool. Suisse. T. IV. Ouïe. p. 222
'76. V. GRABER, Über die Tympanalsinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. d. k. Akad. zu Wien. Nat. wiss. Theil.
'81. V. GRABER, Die Chordotonalsinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. für mikr. Anat. Bd. XX u. XXI.
'90a. C. H. HURST, The Pupal Stage of Culex. Inaug.-Diss. Leipzig.
'90b. C. H. HURST, On the Life History and Development of a Gnat. Transactions of the Manchester Microsc. Soc. (1890.)
'90c. C. H. HURST, The Postembryonic Development of a Gnat (Culex). Proceedings of the Liverpool Biol. Soc. Vol. IV.
'55. CHRISTOPHER JOHNSTON, Auditory Apparatus of the Culex Mosquito. Journal of Microsc. Science. Old Series. Vol. III.
'66. H. LANDOIS, Die Ton- und Stimmapparate der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XVII.
'83. Sir JOHN LUBBOCK, Ameisen, Bienen und Wespen.
'89. Sir JOHN LUBBOCK, On the Senses, Instincts and Intelligence of Animals. Internat. Sci. Ser.
'74. A. M. MAYER, Researches in Acoustics, Paper. No. 5. Am. Journal of Science. Series III. Vol. VIII.
'66. A. WEISMANN, Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Diese Zeitschr. Bd. XVI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Mochlonyx culiciformis.

Fig. 1. Erstes und zweites Antennenglied des erwachsenen Männchens von *Mochlonyx culiciformis.* Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *M*, Antennenmuskeln im ersten Gliede; *O*, vordere Kopfhaut; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *G′*, hinterer Theil der Ganglienzellenschicht; *N′*, Nervenstrang, der die Ganglienzellenschicht durchsetzt; *W*, Übergangsstadien zwischen Stäbchen und Hypodermiszellen; *St*, Stäbchenschicht; *K*, Basalkerne der Stäbchen; *F*, Faserschicht; *G*, Ganglienzellenschicht; *H*, einschichtige Hypodermis; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *A*, Chitinfortsatz der Platte; *P*, die Platte: *H′*, Hypodermismasse hinter der Platte; *C″*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes (dritten Antennengliedes); *N″*, Nervenstränge des Antennenschaftes; *M′* Kopfmuskeln; *T*, Trachee.

Fig. 2. Ein Theil der Platte mit Fortsätzen perspektivisch gezeichnet. Vergrößerung 400. *A*, Chitinfortsätze; *P*, Platte mit radiären Verdickungen; *C′*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes.

Fig. 3. Ein Schnitt durch die Peripherie der Platte, welcher die Basis der Fortsätze zeigt. Vergrößerung 400. *A*, Querschnitt eines Fortsatzes; *C′*, Chitinhülle des zweiten Antennengliedes; *P*, peripherische Theile der Platte.

Fig. 4. Ein Sektor aus einem ungefähr durch den Punkt *A* Fig. 1 geführten Querschnitt des zweiten Antennengliedes des Männchens. Vergrößerung 400. *A*, Chitinfortsatz im Querschnitt gesehen; *C′* Chitinhülle des zweiten Antennengliedes; *V*, radiäre Zwischenräume zwischen den Stäbchengruppen; *St*, Stäbchen; *K*, Basalkerne der Stäbchen; *F*, Faserschicht; *G*, Ganglienzellenschicht; *H*, Hypodermis des zweiten Gliedes.

Fig. 5. Stäbchen. Vergrößerung 400. *G*, Ganglienzellen des Stäbchens; *F*, Faser; *K*, Basalkern; *St*, Stäbchenkörper.

Fig. 6. Querschnitte von Stäbchen. Vergrößerung 1000. *a*, durch die Basis eines Stäbchens; *b*, durch den oberen Kern. *St*, Stäbchenkörper; *K*, Stäbchenkern.

Fig. 7. Tracheensystem des Männchens, schematisch. Vergrößerung 200. *A*, Haupttracheenstamm im Seitentheil des Kopfes; *B*, *C*, in die Antenne eintretende Stämme; *D*, die Äste, die in den Hauptantennennerv eintreten; *E*, Äste, die in den centralen Hohlraum eintreten; *F*, Äste, die zwischen der Ganglienzellenschicht und Hypodermis verlaufen; *G*, Trachee des Antennenschaftes.

Fig. 8. Erste Anlage der Imaginalantenne in der Larve. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Antennennerv; *O*, äußeres Blatt des Antennenschlauches; *S*, inneres Blatt; *L*, Kopfhaut der Larve.

Fig. 9. Zweites Larvalstadium der Imaginalantenne, Längsschnitt. Vergrößerung 400. *E*, Falte des inneren Blattes, welche die erste Anlage des zweiten Gliedes darstellt (Stäbchen-Ganglienzellenfalte); *D*, Falte, welche die Hypodermis des zweiten Gliedes bildet (Hypodermisfalte); *R*, Stelle des späteren Chitinfortsatzes; *B*, Verbindungsblatt zwischen Schaft und zweitem Glied, welches später durch Verkürzung verschwindet; *O*, äußeres Blatt; *S*, Antennenschaft; *N*, Antennennerv.

Fig. 10. Drittes Larvalstadium der Imaginalantenne des Männchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *D*, Hypodermisfalte; *E*, Stäbchen-Ganglienzellenfalte; *H*, Hypodermis des zweiten Gliedes; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *B*, Verbindungsblatt; *S*, Antennenschaft; *N*, Antennennerv.

Fig. 11. Viertes Larvalstadium der Imaginalantenne des Männchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *D*, Hypodermisfalte; *E*, Stäbchen- und Ganglienzellenmasse; *H*, Hypodermis des zweiten Gliedes; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *B*, sich verkürzendes Verbindungsblatt; *S*, Antennenschaft.

Fig. 12. Fünftes Larvalstadium der Imaginalantenne des Männchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *D*, Ende der Hypodermisfalte; *St*, Stäbchenzellen; *G*, Ganglienzellen; *H*, Hypodermis; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *B*, sich verkürzendes Verbindungsblatt; *S*, Antennenschaft.

Fig. 13. Sechstes Larvalstadium der Imaginalantenne des Männchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N'*, Nervenstrang, welcher das zweite Glied versorgt; *St*, Stäbchenzellen; *G*, Ganglienzellen; *H*, Hypodermis; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *S*, Antennenschaft; *M*, Anlage der Muskeln des ersten Antennengliedes.

Fig. 14. Erstes Puppenstadium der Imaginalantenne des Männchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N'*, Nervenstrang, welcher das zweite Glied versorgt; *O*, äußeres Blatt; *St*, Stäbchenzellen; *F*, Faserschicht; *G*, Ganglienzellen; *H*, Hypodermis mit dünner, weicher Chitinschicht; *M*, Muskeln des zweiten Gliedes; *A*, Zellen, welche den Chitinfortsatz absondern; *S*, Antennenschaft; *T*, Trachee.

Fig. 15. Zweites Puppenstadium der Imaginalantenne des Männchens. Dorsoventraler Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *N'*, Nervenstrang, welcher die Ganglienzellenschicht durchsetzt; *St*, Stäbchen; *K*, Basalkerne der Stäbchen; *F*, Faserschicht; *G*, Ganglienzellen; *H*, Hypodermis des zweiten Gliedes; *C'*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *A*, Chitinfortsatz; *P*, Platte; *C''*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes; *N''*, einer der Nervenstränge des Antennenschaftes (der andere ist nicht in der Ebene des Schnittes).

Fig. 16. Erstes und zweites Antennenglied des erwachsenen Weibchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *O*, vordere Kopfhaut; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *G*, Ganglienzellen; *K*, Basalkerne der Stäbchen; *St*, Stäbchen; *F*, Blutraum; *H*, Hypodermis; *C'*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *P*, Platte; *B*, Chitinring; *C''*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes; *N''*, Nervenstränge des Schaftes.

Fig. 17. Larvalstadium der Imaginalantenne des Weibchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *H*, Hypodermis; *E*, Stäbchen-Ganglienzellenfalte; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle, welche der des Chitinfortsatzes beim Männchen entspricht; *S*, Antennenschaft; *N*, Antennennerv.

Fig. 18. Späteres Larvalstadium der Imaginalantenne des Weibchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *O*, äußeres Blatt; *E*, Stäbchen-Ganglienzellenfalte; *H*, Hypodermis; *F*, Anlage des Blutraumes; *R*, Stelle, welche der des Chitinfortsatzes beim Männchen entspricht; *S*, Antennenschaft; *N*, Antennennerv.

Fig. 19. Puppenstadium der Imaginalantenne des Weibchens. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *C'*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *H*, Hypodermis; *G*, Ganglienzellenschicht; *K*, Basalkerne der Stäbchen; *St*, Stäbchen; *P*, Platte; *C''*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes; *T*, Trachee; *N''*, Nervenstränge des Antennenschaftes.

Fig. 20. Vordertheil eines Larvenkopfes, welcher die Anlage der Imaginalantenne in einem frühen Stadium zeigt. Schematisch. Vergrößerung 50. *O*, Auge; *N*, Antennennerv; *A*, Anlage der Imaginalantenne; *L*, Larvalantenne; *G*, Cerebralganglion; *M*, Muskel.

Tafel XXXI.

Fig. 21. Vordertheil des Larvenkopfes von dem *Mochlonyx*-Männchen, welches ein späteres Stadium der Antennenanlage zeigt. Schematisch. Vergrößerung

50. *O*, Auge; *A*, Antennenschaft; *S*, scheibenförmiges zweites Glied; *L*, Larvalantenne; *N*, Antennennerv; *G*, Cerebralganglion; *M*, Muskel.

Fig. 22. Erstes und zweites Antennenglied des Weibchens von *Culex*. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *N′*, Nervenstrang, welcher das zweite Glied versorgt; *G*, äußere und innere Ganglienzellenschicht; *H*, Hypodermis; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *St*, Stäbchen; *L*, *K*, *V*, verdickte Theile der Chitinhülle des zweiten Gliedes; *P*, Platte; *B*, Basis des Schaftes; *C″*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes; *N″*, Nervenstränge des Schaftes; *T*, Trachee.

Fig. 23. Erstes und zweites Glied des Männchens von *Tanypus*. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *St*, Stäbchen; *G′*, innere Ganglienzellenschicht; *F′*, innere Faserschicht; *G*, äußere Ganglienzellenschicht; *F*, äußere Faserschicht; *S*, Stützgebilde; *H*, Hypodermis; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *P*, Platte; *A′*, Fortsetzung des Chitinfortsatzes auf der hinteren Seite der Platte; *H′*, hinter der Platte liegende Hypodermiszellen; *A*, Chitinfortsatz: *G″*, Fortsetzung der inneren Ganglienzellenschicht auf die innere Seite des Fortsatzes; *C″*, Chitinhülle des ersten Schaftgliedes; *N″*, Nervenstränge des Schaftes.

Fig. 24. Stäbchen von Tanypus isolirt. Vergrößerung 1000. *G*, Ganglienzelle; *K*, Basalkern des Stäbchens; *St*, Stäbchenkörper.

Fig. 25. Larvalstadium der Imaginalantenne von *Chironomus*-Männchen. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *D*, Übergang des inneren in das äußere Blatt; *H*, Anlage der Hypodermis und Stützgebilde des zweiten Gliedes; *O*, äußeres Blatt: *E*, Stäbchen-Ganglienzellenfalte; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *B*, Verbindungsblatt; *S*, Antennenschaft; *N″*, Antennenschaftnerv.

Fig. 26. Späteres Larvenstadium der Imaginalantenne von *Chironomus*-Männchen. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *St*, Stäbchen; *G′*, innere Ganglienzellenschicht; *G*, äußere Ganglienzellenschicht; *H*, Anlage der Hypodermis und Stützgebilde; *O*, äußeres Blatt; *R*, Stelle des Chitinfortsatzes; *B*, Verbindungsblatt; *S*, Antennenschaft; *Z*, runde Zellen auf der Innenfläche des Schaftes; *N″*, Antennenschaftnerv.

Fig. 27. Zweites Antennenglied von *Pachyrhina pratensis*. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N′*, Strang des zweiten Gliedes; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *H*, Hypodermis; *St.G*, Stäbchenzellen mit Stäbchen; *P*, Gelenkhaut (Platte); *B*, Chitinring; *K*, Ende der Zellenausläufer (Stäbchen) in Poren der Gelenkhaut; *C″*, Chitinhülle des dritten Antennengliedes; *N″*, Antennenschaftnerv; *T*, Trachee.

Fig. 28. Zweites Antennenglied von *Vespa vulgaris*. Längsschnitt. Vergrößerung 160. *N*, Hauptantennennerv; *M*, Muskeln des ersten Gliedes; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *St.G*, Stäbchenzellen mit Stäbchen; *H*, Hypodermis; *K*, Enden der Stäbchen in Poren der Gelenkhaut; *P*, Gelenkhaut; *C″*, Chitinhülle des dritten Antennengliedes; *T*, Trachee; *N″*, Antennenschaftnerv.

Fig. 29. Zweites Antennenglied von *Melolontha vulgaris*. Längsschnitt. Vergrößerung 120. *N*, Hauptantennennerv; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *H*, Hypodermis; *St.G*, Stäbchenzellen und Stäbchen; *P*, Gelenkhaut; *K*, Enden der Stäbchen in Poren der Gelenkhaut; *N″*, Antennenschaftnerv; *T*, Trachee.

Fig. 30. Zweites Antennenglied von *Epinephele janira*. Längsschnitt. Vergrößerung 400. *N*, Hauptantennennerv; *N′*, Nervenstrang des zweiten Gliedes; *C*, Chitinhülle des ersten Gliedes; *St.G*, Stäbchenzellen und Stäbchen; *H*, Hypodermis; *C′*, Chitinhülle des zweiten Gliedes; *P*, Gelenkhaut; *C″*, Chitinhülle des dritten Gliedes; *T*, Trachee; *N″*, Antennenschaftnerv.

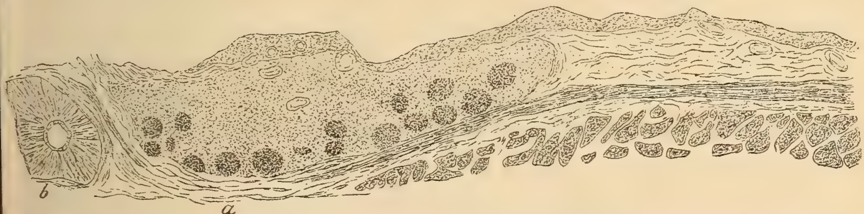
Über die Tonsilla oesophagea.

Von

Dr. med. **A. Glinsky,**
Privatdocent zu Charkow.

Mit 1 Textfigur.

Bei den Wasservögeln (Natatores), zum Beispiel bei der Ente (Anas domestica, Anas querquedula), Gans (Anser domesticus), findet man im mittleren oder unteren Drittel der Speiseröhre sowohl abgesonderte Follikel, wie auch Einlagerungen von einem diffusen adenoiden Gewebe vor, aber nirgends ist diese Eigenthümlichkeit so scharf ausgeprägt, wie in der Übergangszone aus der Speiseröhre in den Vormagen, wo auf einer bedeutenden Ausdehnung die Grundlage der Schleimhaut in eine adenoide Substanz mit zahlreichen deutlich abgegrenzten Follikeln verwandelt ist. Das Epithel der Oberfläche ist dieser Gegend entsprechend in seiner Dicke an Leukocyten ungewöhnlich reich. Eine kontinuirliche Schicht dieser letzteren bedeckt die freie Oberfläche des Epithels, wo man wandlose Kanälchen findet, durch welche die Emigrirung von Leukocyten aus tiefer gelegenen Schichten vor sich geht. Auf Grund der großen Ähnlichkeit der Struktur dieser Region mit der Struktur der Mandeln und der sog. Tonsilla pharyngea Luschka's schlage ich vor, diese Region Tonsilla oesophagea zu nennen. Bei genauerer



Ente. Überganzszone aus der Speiseröhre in den Vormagen (Proventriculus): *a*. Tonsilla oesophagea; *b*, Drüsenpacket des Vormagens. Edinger's Zeichenapparat, kleinste Vergrößerung.

Untersuchung erweist es sich, dass die Struktur dieser Follikel der Struktur der Mandelfollikel ganz ähnlich ist und bei entsprechenden Untersuchungsmethoden kann man zum Schlusse kommen, dass sich auch in ihnen die sog. Keimcentren FLEMMING's finden, wo eine lebhafte Karyomitose beobachtet wird. Was die Anordnung der Gefäße betrifft, so ist dieselbe der der Gefäße in den Mandeln ganz analog. Tonsilla oesophagea ist von mir zuerst, wie es scheint, in meiner Dissertation[1] im Jahre 1892 beschrieben.

Charkow, im Mai 1864.

---

[1] Zur vergleichenden Histologie der Speiseröhre. (Russisch.) Charkow 1892. St. 1—96, p. 56—57. Taf. I, Fig. 1. Diese Arbeit habe ich im histologischen Institut zu Charkow unter Leitung von Professor N. K. KULTSCHITZKY ausgeführt.

Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen.

Von

Ida H. Hyde.

Mit Tafel XXXII—XXXVII und 4 Textfiguren.

Ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seit die Entwicklung einer Scyphomeduse zuerst beschrieben wurde (Siebold 1839), und seit dieser Zeit ist unsere Kenntnis der Entwicklung der ganzen Klasse durch werthvolle Beiträge fortwährend bereichert worden.

Manche der früheren Beobachtungen sind bestätigt und durch Hinzufügung neuer Thatsachen weitergeführt worden, während andere widerlegt wurden. Aber noch heute, wo fortgesetzt wichtige Resultate über die Entwicklung der Acraspedae veröffentlicht werden, weichen die Beobachtungen und Meinungen mehrfach von einander ab, und über die Wachsthumsvorgänge in gewissen Stadien der Entwicklung sind einige der hervorragendsten Forscher nicht einig. Solche Meinungsverschiedenheiten betreffen alle bisher beobachteten Arten, und viele Angaben harren noch der Bestätigung. Darum ist es wünschenswerth, die Ontogenie dieser und noch vieler anderen Formen einer sorgfältigen vergleichenden Untersuchung zu unterziehen.

Es bedarf neuer Thatsachen, um die Richtigkeit der einen oder der anderen Beobachtung zu beweisen, und so mögen einige Beiträge über die Entwicklung vom Ei bis zur Strobilation von Aurelia marginalis Agassiz, Aurelia flavidula Pér. und Les. und Cyanea arctica Pér. und Les. nicht unwillkommen sein.

Die Arbeit wurde 1892 im Bryn Mawr College begonnen; 1893 in der United States Fish Commission unter Leitung von Herrn Dr. T. H. Morgan fortgesetzt und 1894 im Zoologischen Institut der Universität Straßburg unter Leitung des Herrn Professor Goette beendet.

Herr Professor Goette war mit steter Freundlichkeit bereit, mich durch seinen Rath zu fördern. Herr Professor Morgan stellte mir gütigst einen großen Theil des Materials zur Verfügung, welches er in Jamaica in der Johns Hopkins-Station gesammelt und präparirt hatte, und gab mir werthvolle Anleitung und Hilfe. Herr Hofrath Bütschli gab mir hilfreiche Anweisungen.

Der Hon. Marshall McDonald »U. S. Commissioner of Fish and Fisheries« hatte die Liberalität, mir das Laboratorium mit seinen so überaus reichen Arbeitsmitteln zu öffnen. Allen diesen Herren sage ich bei dieser Gelegenheit meinen herzlichsten Dank.

Eifurchung und Gastrulation von Aurelia marginalis Ag.

A. marginalis, deren Ontogenie noch nicht studirt worden ist, wurde in Jamaica gefunden.

Die reifen Eier von A. marginalis und den anderen beobachteten Formen wurden in den verschiedenen zur Konservirung gebräuchlichen Flüssigkeiten gehärtet und nach verschiedenen Methoden weiter präparirt.

Das reife Ei hat 0,12 bis 0,15 mm Durchmesser, ist gelblich, fast undurchsichtig und von einer zarten Membran umgeben (Fig. 1).

Ein Querschnitt des Eies zeigt, dass das Plasma von Dotterkörnchen verschiedener Größe durchsetzt ist, und dass der Kern um ein Drittel des Durchmessers von der Peripherie entfernt liegt.

Häufig wurden Embryonen mit vielen Kernen und einer vollkommen glatten Oberfläche gesehen. Die Schnitte zeigten in einigen Eiern zwanzig Kerne, umgeben von körnigem Protoplasma. Sie lagen zerstreut in verschiedenen Theilen des Eies, in fast gleichen Entfernungen von der Oberfläche.

Diese eigenthümliche Abweichung von der gewöhnlichen Eitheilung mag von der Beschaffenheit des Wassers herrühren; denn die gleiche Erscheinung trat bei Versuchen mit Echinodermen-Eiern auf, welche Dr. Loeb (18) im Seewasser von verschiedener Koncentration züchtete, und welche eine Theilung der Kerne aber nicht des Protoplasmas zeigten.

Die erste Furche theilt das Ei in zwei Zellen, welche gewöhnlich ungleich groß sind und an einem Punkte zusammenhängen. Manchmal werden sie durch einen Strang, an dem dem Beginne der Furche entgegengesetzten Pole verbunden (Fig. 2, 3, 4).

Hierauf folgt ein dreizelliges Stadium, welches eine große und zwei kleine Zellen zeigt (Fig. 6, 5), wie Goette es bei der Entwicklung von A. aurita und Cotylorhiza tuberculata beobachtet hat; oder ein vierzelliges Stadium mit Zellen von ungleicher Größe und in allen möglichen Lagen. Sie können in einer Ebene oder in verschiedenen

Winkeln zu einander oder so eng verbunden liegen, wie die vier Quadranten einer Kugel (Fig. 7, 8). Nach der dritten Theilung kann man gewöhnlich zwei Pole, einen aus großen und einen aus kleinen Zellen bestehenden, unterscheiden (Fig. 9).

Die folgenden Theilungen führen zu der Bildung von zehn-, zwölf-, vierzehn und mehrzelligen Stadien (Fig. 10, 11), deren Zellen oft recht ungleich sind. Aber auch Unregelmäßigkeiten wie sieben und neunzellige Stadien sind nicht ungewöhnlich.

Wenn der Embryo aus ungefähr zweiunddreißig Zellen besteht, ist er sphärisch (Fig. 12), dann wird er ellipsoidisch und später fast eiförmig (Fig. 13, 14, 15).

Ein Vergleich der Beobachtungen der verschiedenen Forscher zeigt, dass sie übereinstimmend von einer regelmäßigen Furchung der Discomedusen berichten. Das reife Ei soll sich bei wiederholten Furchungen in zwei, vier, acht etc. Zellen von gleicher Größe theilen. Goette, Claus, Haeckel und Andere haben jedoch bemerkt, dass die Zellen der früheren Stadien oft ziemlich ungleich sind, und dass die Größenunterschiede vor dem Abschluss der Furchung verschwinden. Haeckel fügt hinzu, dass die Zellen in dem Morula-Stadium von A. aurita und Chrysaora gleich groß sind.

In A. marginalis existirt sowohl eine äquale, inäquale und regelmäßige wie eine unregelmäßige Furchung. Da stets eine Furchungshöhle vorhanden ist, so giebt es kein eigentliches Morulastadium und die Verschiedenheit in der Größe der Zellen bleibt während des ganzen Furchungsvorganges.

Um Missverständnisse zu vermeiden, wurde eine Serie von Embryonen vom achtzelligen Stadium bis zur Schwärmlarve ausgesucht und folgerichtig geordnet. Sie wurden theils zum Studium der Oberfläche präparirt und Skizzen davon gemacht; an den zu schneidenden Embryonen wurde ferner die ungefähre Zahl der Zellen jedes einzelnen vermerkt, bevor sie geschnitten wurden.

Ganz intakte zweiunddreißigzellige Eier ähneln den Morulazeichnungen verschiedener Autoren, nur sind die Zellen von ungleicher Größe (Fig. 12). Schnitte, die aus der Mitte der Serie genommen wurden, zeigten eine kleine Höhlung, welche von fünf bis sieben Zellen umgrenzt war. Diese waren gewöhnlich an einem Pole länger als am anderen (Fig. 25).

Dieses Stadium ist also dasjenige einer wirklichen Blastula. Aber auch jüngere Eier haben in der Regel eine von kleinen und größeren Zellen umgebene Höhle, so dass es kein Stadium einer soliden Masse von Zellen ohne jede innere Höhlung giebt, folglich hat A. marginalis, wie schon bemerkt, kein Morula-Stadium, wie es Lucernaria (Kowalevsky) und Chrysaora und A. aurita (Haeckel) haben, sondern frühzeitig ein epithelartiges Blastoderm.

Im vierundsechzigzelligen Embryo hat sich die Höhlung vergrößert. Der Zellkern, von feinen Körnchen umgeben, liegt in einigen Zellen mehr nach der Mitte zu.

Die wichtigste Veränderung jedoch besteht darin, dass sich ein oder zwei Zellen von der Wandung der Keimblase nach innen abgeschnürt haben (Fig. 26). Dass dies nicht bloß die vorragenden inneren Enden der Keimschichtzellen sind, kann leicht durch Untersuchung der auf einander folgenden Schnitte bewiesen werden. Sie sind auch nicht einfach aus der Keimblasenwand herausgelöst; denn die verschiedenen Zustände einer solchen Einwanderung werden niemals angetroffen. Dagegen beobachtete ich, dass einige Blastodermzellen sich parallel zur Oberfläche theilen, und dass dann ihre inneren Hälften in die Höhle gelangen. Diese Theilung (Delamination) von zwei bis drei Zellen findet nicht an bestimmten Punkten statt (Fig. 27).

Wenn sich die Blastodermzellen bis auf hundertfünfundzwanzig vermehrt haben, ist der Embryo eiförmig, viele der Zellen sind im Begriff, sich in der angegebenen Weise zu theilen und innere Zellen abzuschnüren. Die Höhlung ist etwas größer als im vorhergehenden Stadium und enthält manchmal eine coagulirende Flüssigkeit (Fig. 28).

Spätere Stadien von ungefähr zweihundert Zellen zeigen eine äußere Schicht von Elementen verschiedener Größe, welche an ihren äußeren Enden zwei oder drei Kerne haben. Im Inneren finden sich unregelmäßig gelagerte, kugelförmige Zellen (Fig. 30). Weiter entwickelte Embryonen besitzen eine unregelmäßige Höhle, welche sich an einer Stelle der Peripherie öffnet. Diese Höhlung oder das Cölenteron wird von zwei Schichten umgeben, einer äußeren oder dem Ektoderm und einer inneren oder dem Entoderm, welches letztere aus unregelmäßigen Zellen besteht (Fig. 31).

Die Bildung der Gastrula beginnt mit der Abschnürung von Keimschichtzellen und ist vollendet nach dem Durchbruch des Prostoma (Fig. 31, 32).

Eine sorgfältige Untersuchung der vorhergehenden Stadien beweist, dass die Gastrula von A. marginalis sich auf eine Weise entwickelt, welche von der aller bisher untersuchten Scyphomedusen abweicht. Sie entwickelt sich weder durch Einstülpung, wie bei A. aurita (Kowalevsky, Haeckel, Claus), bei A. flavidula (Smith), bei Nausithoe marginata und Pelagia noctiluca (Metschnikoff, Goette), noch wird das Entoderm durch Einwanderung von ganzen Blastoderm-Zellen gebildet wie bei C. arctica (McMurrich) oder bei A. aurita und Cotylorhiza tuberculata (Goette). Noch weniger entsteht das Entoderm durch ein Hineinwuchern von Zellen des einen Poles, wie es für Cyanea capillata (Hamann) und Chrysaora (Claus) angegeben wird. Die Gastrulation gleicht am meisten der für Lucernaria (Kowalevsky) beschriebenen Wachsthumsweise, weicht jedoch darin ab, dass sich Zellen verschiedener Gegenden abschnüren, und dass keine Einwanderung ganzer Blastodermzellen stattfindet. Kurz die Gastrulation von A. marginalis ist das Ergebnis einer Delamination, d. h. die Blastula wird durch eine zur Oberfläche parallele Theilung einiger ihrer Zellen, die an verschiedenen Stellen liegen, zweischichtig.

Wenn die Gastrula ausgebildet ist, hat sie am breiten Pole ein kleines Prostoma, welches in ein schmales Cölenteron führt. Das Ektoderm besteht aus viermal so vielen säulenförmigen Zellen, wie die früher gebildete Gastrula. Die Entodermzellen, die sich an Zahl verdoppelt haben, schließen sich an das Ektoderm an und begrenzen das Cölenteron mit Ausnahme seiner Mündung, wo es von Ektodermzellen umgeben ist. Die Körner, welche die Zellen beider Schichten anfüllen, verändern jetzt ihr Aussehen. Sie sind größer und durchsichtiger geworden. Eine Umbildung in der Zellenstruktur scheint in diesem Stadium vor sich zu gehen (Fig. 32).

Erste Art der Gastrulation von Aurelia flavidula Pér. u. Les.

Es mag im Voraus gesagt werden, dass bei A. flavidula die bemerkenswerthe Thatsache festgestellt wurde, dass in ein und derselben Species zwei verschiedene Arten der Entwicklung der Keimblätter existiren, nämlich Einstülpung und mit Delamination verbundene Einwanderung.

Zwei Sendungen von Material wurden zur Vorbereitung dieser Untersuchungen benutzt. Die eine war von Eastport-Maine; die Eier wurden in Flaschen, die mit Seewasser angefüllt waren, des Morgens abgeschickt und kamen am Nachmittag desselben Tages in meinen Besitz (Oktober 1893). Die meisten derselben waren in vorgeschrittenem Theilungsprocess begriffen. Sie wurden sogleich in Aquarien gesetzt, welche beständig Zufluss von frischem Wasser hatten.

Die Eier, welche weiß und durchsichtig sind, wurden zuerst lebend unter dem Mikroskop untersucht. Darauf wurden die verschiedenen Stadien für die Schnittserien präparirt.

Ungefähr eine Stunde nachdem ich beobachtet hatte, wie alle Blastomeren sich zu einer Lage um die Höhlung, welche gewöhnlich sehr groß war, gruppirt hatten, wanderten Zellen von der Blastulawand in die Höhlung ein; in einigen Fällen nur wenige. Die Zellen sammelten sich an einem Pole des Embryo an; plötzlich flachte sich dieser Pol ein wenig ab, senkte sich trichterförmig ein, worauf dieser Trichter nach innen durchbrach. Von dieser Durchbruchstelle erstreckt sich die kurze Höhlung ein wenig in den inneren Haufen von Zellen, welcher sich um sie herum gruppirt hat. Mittlerweile fuhren die Zellen in vielen Fällen fort, aus verschiedenen Gegenden in die Höhlung zu wandern, und vereinigten sich mit den schon dort befindlichen.

Schließlich sah man zwei an einander liegende Schichten, welche die vorhin beschriebene ovale Höhle umschließen.

Hierauf wurden die auf einander folgenden Stadien, beginnend mit der Blastula, geschnitten und untersucht. Die Zellen der Blastula waren an dem einen Pole kürzer als am anderen (Fig. 36) und enthielten kleine kugelförmige Körperchen und Vacuolen. Der Zellkern lag nahe an der Oberfläche. In der großen Höhlung befand sich oft eine geronnene Flüssigkeit. In einigen Ausnahmefällen war die Höhlung sehr klein und die Blastulazellen waren sehr lang. Kurz darauf lagen bei einigen Embryonen an verschiedenen Punkten der Höhlung eine oder mehrere kleine, bei anderen eine oder mehrere sehr große, kugelförmige Zellen, deren Inhalt denjenigen der Wandzellen glich. Jetzt sind auch am inneren Ende von einer bis zwei Zellen des Blastoderms Kerne sichtbar (Fig. 37, 38).

Die kleinen in der Höhlung befindlichen Zellen, welche sich von der Blastulawand abgeschnürt hatten, waren mit Kügelchen angefüllt. Der Kern war etwas kleiner als derjenige der Zellen der Blastulawand.

Die großen inneren Zellen sind aus der Blastulawand eingewandert. Diejenigen ihrer Zellen, welche zur Einwanderung bereit waren, lagen in der Gegend der kurzen Zellen. Ihre inneren Enden waren angeschwollen und erstreckten sich bis in die Höhlung. Der Zellkern lag in dem ausgedehnten Theile.

Wenn die Zellen der Blastulawand sich vermehrt haben, enthalten viele Zellen auch am inneren Ende einen Kern, d. h. es sind ihre inneren Hälften zur Abschnürung bereit. In der Höhlung zerstreut liegen darauf gewöhnlich kleine abgeschnürte Zellen, manchmal auch nur große eingewanderte, oder sowohl kleine als einige große Zellen (Fig. 37).

Später haben sich die meisten Zellen dort angesammelt, wo die Zellen der Wand am kürzesten sind und wo eine Abplattung stattfand. Gelegentlich bleibt der große Zellkern der kleinen und großen eingewanderten Zellen unverändert, oder in den Zellen befinden sich kleine

Theilchen von Chromatin, die sich dunkel färben. Aber in der Regel zerfällt der Kern in kleine chromatinähnliche Theile. Es wäre möglich, dass dies eine Theilung des Kernes ist ohne eine folgende Theilung des Protoplasmas (Fig. 39).

Bald darauf erscheint eine trichterförmige Öffnung in der Blastulawand. Die kleine oder große Menge von Zellen, welche sich dort angesammelt hat, besteht aus Zellen von verschiedener Größe, von denen die meisten dunkle Chromatintheilchen enthalten. Die großen eingewanderten Zellen sind verschwunden; augenscheinlich zerfielen sie in kleine Zellen (Fig. 40).

Um die trichterförmige Höhlung, den Anfang des Cölenterons und um die nur wenig eingebogene Blastulawand sammeln sich die Zellen an und bilden den Anfang des Entoderms. Aber das Einwandern der Zellen hört nicht auf; gelegentlich sieht man ein oder mehrere Zellen in der Richtung der vorangegangenen wandern (Fig. 41).

Mit der Ausdehnung des Cölenterons fängt die Entodermschicht an, eine bestimmte Form anzunehmen. Die Zellen gruppiren sich in einer Schicht um die Höhlung. Ihre Kerne haben die frühere Form wieder angenommen und liegen an der dem Cölenteron zugekehrten Seite.

In älteren Stadien bemerkt man, dass Entoderm und Ektoderm der Gastrula dicht an einander liegen und dass das kleine Prostoma in ein schmales Cölenteron mündet (Fig. 42).

Die Art der Entwicklung der Keimblätter, wie sie sich bei diesen Embryonen von A. flavidula darbot, gleicht derjenigen von A. aurita, wie sie Goette beschrieben hat, doch weicht sie in einigen Punkten von derselben ab.

Man kann sagen, dass das Entoderm gebildet wird aus einem kleinen Theil der Wand selbst, welche sich am Prostoma einbiegt und deren Zellen sich weiter theilen, und ferner aus Zellen, welche an verschiedenen anderen Stellen entweder sich von der Blastulawand abschnüren oder als ganze Blastulazellen einwandern oder aus beiderlei Zellen zugleich.

Zweite Art der Gastrulation von Aurelia flavidula.

Bei den Untersuchungen über die Entwicklung der Embryonen von A. flavidula, welche ich aus Eastport erhielt, fand ich zu meinem Erstaunen, dass der Entwicklungsvorgang derselben sehr verschieden von dem war, welchen Smith für die gleiche Species, die er in Annesquam gesammelt hatte, beschrieben hat (23).

Ich hielt seine Beobachtungen für wahrscheinlich und es daher für meine Pflicht, obgleich ich die größte Sorgfalt in der ersten Präparation und Untersuchung des Materials angewendet hatte, meine Beobachtungen nach andern Methoden zu wiederholen, um festzustellen, ob ich mich nicht doch geirrt hätte. Das Resultat war, dass die zweiten Beobachtungen und meine Schlussfolgerungen mit den ersten, oben beschriebenen übereinstimmten.

Ich entschloss mich darauf, die Entwicklung derjenigen Eier von A. flavidula zu untersuchen, welche ich im Anfang des Sommers 1890 aus Annesquam erhalten hatte. Die Embryonen wurden dort in Aquarien entwickelt und gehärtet, so dass ich die lebenden Formen nicht untersuchen konnte und erst mit der Beobachtung der Schnitte früher Stadien anfing.

Im Voraus will ich bemerken, dass die Eier dieses Materials sich sehr verschieden von den oben beschriebenen entwickelten und dass meine Beobachtungen mit denen von Smith größtentheils übereinstimmten.

Schnitte aus späteren Theilungsstadien enthielten Blastomeren von verschiedener Größe, welche sich um eine Höhlung gruppirt hatten. In der Mitte dieser Zellen lag ein großer Kern von körnigem Protoplasma umgeben. Die Blastula hatte in der Regel ein ziemlich großes Blastocöl, letzteres war jedoch bei einigen Exemplaren klein. Es wird von Zellen umgeben, welche an einem Pole kleiner sind als am anderen. Der große Kern liegt jetzt an der äußeren Seite der Zellen; Dotterkörner und Vacuolen füllen die Zellenleiber ganz aus. Bei der Hälfte der untersuchten Präparate änderte sich der Zustand der einfachen Coeloblastula sehr bald, indem gewöhnlich eine sehr große Zelle, ausnahmsweise eine sehr kleine in dem Blastocöl lag (Fig. 43).

Dies sind zwei Arten von Zellen, welche verschiedenen Ursprung haben. Die kleinen werden von der Wand abgeschnürt, während die großen aus der Gegend der kurzen Zellen ganz einwandern. Diese Zellen wurden oft in der Vorbereitung zur Einwanderung getroffen; gleichzeitig befanden sich am inneren Ende einiger Wandzellen zweite Kerne; kurz darauf waren große, manchmal auch noch kleine Zellen im Blastocöl (Fig. 45).

Ich bemerkte auch, dass einige große Zellen sich, wahrscheinlich gleich beim Eintritt in die Höhle, theilten. Sie waren in der Nähe der verlassenen Stelle durch Protoplasma mit der Nachbarzelle verbunden und im Theilungsprocess begriffen (Fig. 44). Gerinnsel, in welchem öfters Dotterkörner liegen, befindet sich manchmal im Blastocöl, das entweder noch frei von Zellen oder schon mit eingewanderten versehen ist.

Es muss noch hinzugefügt werden, dass sich die großen Zellen, von denen sich nie mehr als vier in der Höhle auf einmal befanden, von denjenigen der äußeren Schicht zuerst nur durch ihre kugelförmige Gestalt unterscheiden. Später verwandelt sich der Kern in viele kleine Chromatintheilchen, die in der Zelle zerstreut sind.

Die kleinen Zellen, von denen sich nur ein paar in der Höhle befinden, besitzen einige Dotterkörner und einen kleinen Kern, welcher derselben Veränderung unterliegt wie derjenige der großen Zellen.

Inzwischen haben sich die Zellen der kurzzelligen Blastulawand durch Theilung vermehrt, an ihren inneren Enden befinden sich jetzt häufig zweite Kerne. Am Blastulapol macht sich eine sehr geringe Abplattung bemerkbar.

Kurz darauf fängt die Keimschicht an, sich etwas einzubuchten, und an dieser Stelle theilen sich die Zellen schnell. Das Resultat ist, dass an der Stelle der Wand, wo die kleinen Zellen liegen, durch Einbuchtung eine kleine trichterförmige Höhlung entstanden ist. Diese Beobachtung stimmt völlig mit der von Smith über A. flavidula veröffentlichten überein und ist der Beschreibung von Claus über A. aurita ähnlich.

Die eingestülpten Zellen sind noch nicht wie später zu einer kompakten Schicht um die Höhle herum fest verbunden. Folglich können sich einige kleine oder große isolirte Zellen, welche gerade zur Zeit der Einstülpung in der Höhle sind, mit den hineinwuchernden vereinigen, sich zwischen diese fügen oder auch durch dieselben in die Höhle gedrängt werden, sobald diese groß genug ist, um sie aufzunehmen. Diese Ansicht stützt sich auf zahlreiche Befunde (Fig. 46).

An Embryonen, in denen die Einstülpung nur wenig vorgeschritten war und in denen noch eine oder zwei Zellen in Abschnürung begriffen waren, sah man sowohl solche kleine wie die charakteristischen großen Zellen nicht nur bei den eingestülpten Zellen liegen (Fig. 46), dem Anschein nach bereit, sich mit ihnen zu vereinigen, sondern auch thatsächlich zwischen ihnen in dem sich bildenden Entoderm (Fig. 48, 51). Solche Schnitte hatte Smith nicht gesehen.

Mit dem weiteren Wachsthum des Entoderms verkleinert sich allmählich die Blastulahöhlung, während sich das Cölenteron erweitert. Bei wenigen Exemplaren wurden große und kleine Zellen in der Blastulahöhle gefunden, als diese noch groß genug war, um sie aufzunehmen (Fig. 49). Im Cölenteron befanden sich selten eine, höchst selten zwei große Zellen (Fig. 52).

In der Regel sind die Entodermzellen klein und kugelförmig, selbst dann, wenn Ektoderm und Entoderm an einander stoßen und die

Gastrula schon entwickelt ist (Fig. 47, 50). Immerhin kommt es vor, dass das Entoderm auch in früher Zeit aus größeren Zellen besteht.

Nach Schließung des kleinen Prostoma ist die Planula mehr oder weniger oval. Ihre zweischichtige Körperwand schließt eine deutlich erkennbare Urdarmhöhle ein. Beide Zellschichten haben sich etwas verändert (Fig. 53); die Ektodermzellen sind lang und stabförmig und enthalten viele dunkle, mit einigen hellen untermischte Kügelchen. Die Kerne liegen bald an den äußeren, bald an den inneren Enden der Ektodermzellen und sind von körnigem Protoplasma umgeben. Im letzteren fängt die Bildung der Nesselorgane an, die später an die Außenseite des Ektoderms wandern.

Das Entoderm besteht aus kurzen körnerhaltigen Zellen, deren Kerne nach der Höhlung zu liegen. Da sich noch gut erhaltene große Zellen, wenn auch nur selten, im Cölenteron befinden, das sie nicht durch das kleine Prostoma verlassen können, so war ihr ferneres Schicksal von Interesse. Um dies zu eruiren, untersuchte ich die Planulae auf Durchschnitten. Unter zahlreichen Schnitten zeigten freilich nur wenige solche Zellen. In einigen Schnitten befand sich in der Höhlung eine große Zelle oder zwei bis drei kleinere oder auch Bruchstücke von solchen. In anderen Fällen lagen große Zellen im Entoderm selbst als Theile desselben (Fig. 53). Daher kann man sagen, dass wenigstens einige von den eingewanderten Zellen an der Bildung des Entoderms Antheil nehmen.

Smith ist der Ansicht, dass die eine oder die zwei kleinen Zellen, welche in seltenen Fällen im Blastocöl vorkommen und von der Innenseite der Blastulawand herrühren, eine zufällige Erscheinung sind. Er hält sie für identisch mit den Zellen, welche Claus im Blastocöl von A. aurita sah und stimmt auch mit demselben Autor darin überein, dass diese kleinen Zellen sich auflösen und nicht zur Bildung des Entoderms beitragen. Die großen im Blastocöl befindlichen Zellen lässt Smith lange vor dem Beginn der Einstülpung aus der Blastulawand ohne jede Theilung einwandern und sich entweder sehr bald oder nach dem Abschluss der Gastrulation auflösen. Niemals jedoch nähmen sie Antheil an der Bildung des Entoderms.

Das Gerinnsel und die im Blastocöl oft befindlichen Dotterkörner sind nach Smith auf die Auflösung dieser Zellen zurückzuführen. Das Entoderm soll aus weniger eng zusammenhängenden Zellen als das Ektoderm bestehen, und durch den Druck des Entoderms werden die großen passiven Zellen in das Cölenteron gedrängt. Diese seien zu selten, um zur Bildung des Entoderms beitragen zu können und, da sie nicht nothwendig sind, so zeige ihr Dasein keine »Inherent tendency derived from a more primitive method of gastrulation by ingression«; andererseits sei ihr Vorkommen zu häufig, um für zufällig gehalten zu werden. Ich weiche von der Schlussfolgerung Smith's darin ab, dass ich annehme, dass die kleinen Zellen, welche ich nicht nur bei Beginn der Einstülpung, sondern schon vorher in dem Blastocöl fand, nicht zufällige Erscheinungen sind, weil sie, wenn überhaupt vorhanden, immer ungefähr zu derselben Zeit auftreten; ferner darin, dass die kleinen Zellen sich nicht auflösen, da wenigstens einige derselben, wie oben bereits gesagt wurde, an der Bildung des Entoderms Theil nehmen.

Die großen eingewanderten Zellen theilen sich manchmal, wie oben beschrieben wurde, sogleich beim Eintritt in die Höhlung; Gerinnsel mit Dotterkörnern findet sich gelegentlich im Blastocöl von A. marginalis, wo die Zellen sich nicht auflösen, und auch in C. arctica, wo keine eingewanderten Zellen sind. Das Gerinnsel im Blastocöl beider Arten muss desshalb aus einer anderen Ursache abgeleitet werden als aus der Auflösung von eingewanderten Zellen. Darum ist der Schluss gerechtfertigt, dass das Gerinnsel in dem Blastocöl von A. flavidula auch nicht nothwendigerweise durch die Auflösung von eingewanderten Zellen entsteht.

Die einzige Zeit, in der das Entoderm den großen Zellen Durchgang gewähren könnte, ist am Anfang der Einstülpung, da zu dieser Zeit die Zellen des Entoderms weniger eng zusammenhängen. Dies ist meiner Ansicht nach auch der Zeitpunkt, wann die großen Zellen in das Cölenteron gelangen. Das Prostoma ist zu klein, um ihnen Austritt zu gewähren, und da sie nicht nur im späteren Gastrulastadium, sondern auch noch im Entoderm der Planula vorhanden sein können, so ist es augenscheinlich, dass sich wenigstens einige von ihnen nicht auflösen und zur Bildung des Entoderms beitragen.

Smith's Ansicht, dass die großen Zellen niemals an der Entwicklung des Entoderms Theil nehmen, und dass ihr Vorhandensein »is not an inherent tendency derived from a more primitive method of gastrulation by ingression«, kann ich nicht zustimmen, selbst wenn kein anderer als der angeführte Beweis für meine entgegengesetzte Meinung vorhanden wäre. Aber wir haben einen besseren Beweis. Die Art der Einstülpung, wie sie A. flavidula zeigt (Material von Eastport) widerlegt vollkommen sowohl jene Ansicht Smith's wie die andere, die er in folgenden Worten äußert: »It seems improbable that the Endoderm of A. flavidula develops even occasionally by ingression and at present therefore there seems to be no evidence that in this Genus Gastrulation occurs by both methods invagination and ingression.«

Die zwei Arten der Gastrulation durch Einstülpung und durch

Einwanderung abgeschnürter oder ganzer Zellen kommen nicht bloß in derselben Gattung vor, wie es die Entwicklung von A. flavidula (Smith), A. aurita (Goette) und A. marginalis uns zeigt, sondern sogar in derselben Species, wie ich oben beschrieb.

Das Vorhandensein von eingewanderten Zellen in A. aurita (Goette) und A. marginalis (Delamination) und in meinen beiden Sendungen von A. flavidula deutet auf eine palingenetische Erscheinung, welche bei der Entwicklung einiger Exemplare deutlicher hervortritt wie bei anderen.

Die Verschiedenheit in der Gastrulation beider Sendungen von A. flavidula mag von biologischen Einflüssen herrühren. Koncentration und Temperatur des Wassers waren in Annesquam und Eastport verschieden, und die Eier wurden zu verschiedenen Jahreszeiten entwickelt; überdies übte der Transport von Eastport nach Woods Holl vermuthlich auch einen Einfluss aus.

Die Gastrulation von Cyanea arctica Pér. u. Les.

Über die Entwicklung von C. arctica haben Agassiz und McMurrich einige Beobachtungen gemacht, welche leider nicht vollständig genug sind, weil namentlich Agassiz nur lebende Embryonen untersuchte. Da ich im Besitz eines reichen, ausgezeichneten Materials von Entwicklungsstufen dieser Species war, habe ich dasselbe zum Zweck des Vergleiches untersucht. Ich fand die Entwicklungsart der Keimschichten völlig anders als sie McMurrich beschrieben hat und ließ mir, um etwaigen Irrthümern zu begegnen, eine neue Sendung schicken. Beide Portionen wurden zuerst getrennt untersucht und darauf, ähnlich wie bei A. flavidula, verglichen.

Das erste Material wurde im Anfang des Sommes in Annesquam gesammelt, die Eier entwickelten sich im Aquarium, dessen Wasser nur gelegentlich gewechselt wurde. Die Eier der anderen Portion entwickelten sich am Ende des Sommers in Aquarien, in welchen ein beständiger Zufluss von Wasser stattfand. Es mag hier erwähnt werden, dass, obgleich ich einige Verschiedenheiten in der späteren Entwicklung beider Sendungen fand, sie dennoch in der Entwicklungsweise der Keimblätter völlig übereinstimmten. Da diese Sendungen genau denselben Bedingungen wie die von A. flavidula unterworfen waren, so scheint es, dass sie entweder weniger empfindlich waren, oder dass die äußeren Bedingungen, wie Temperatur, Koncentration des Wassers etc., keinen Einfluss auf die Entwicklung von A. flavidula übten.

McMurrich's Beobachtungen führten ihn zu dem Schluss, dass, wenn auch die ersten Theilungskugeln verschieden sein mögen, die

Furchung später dennoch völlig regelmäßig vor sich geht. Die Gastrulation erfolgte durch Einwanderung von Zellen aus verschiedenen Gegenden der Blastulawand. An einem Pole erscheint eine Öffnung, und es bildet sich, jedoch ohne Einstülpung, eine Form, welche der eingestülpten Gastrula gleicht. Ich fand dagegen, dass die Theilungskugeln während der ganzen Furchungsperiode verschiedenartig sind, und dass die Gastrula nicht einfach durch Einstülpung entsteht, wenngleich eine Einwanderung von Zellen zu keiner Zeit stattfindet.

Die lebenden Eier sind orangefarbig und fast undurchsichtig und von einer Membran umgeben, die in der einen Portion bis nach der Gastrulation erhalten blieb. Die Poren, welche Harting in der Membran von Cyanea-Eiern bemerkte, habe ich nicht beobachtet.

Das Ergebnis der Furchung ist eine Blastula mit kleiner Höhlung, mit kleinen Zellen am einen, und größeren Zellen am entgegengesetzten Pole; der Kern liegt jetzt in der Mitte jeder Zelle ohne einen Protoplasmahof (Fig. 54). Wenn die Blastula aus ungefähr 200 Zellen besteht, liegt der Kern an der Oberfläche, während das Blastocöl sich erweitert hat (Fig. 55).

Die Gastrulation beginnt in einer sehr frühen Periode. Das erste Zeichen ihres Auftretens ist, dass der Kern einer oder zweier kurzer Zellen in die Mitte der Zellen rückt oder sich in zwei Theile theilt, von denen der eine nach innen zu wandert. Gleichzeitig flacht sich die benachbarte Blastulawand ab oder biegt sich leicht nach innen (Fig. 56), so dass die Blastula oft halbkugelig erscheint.

Die Zellen der eingebogenen Stelle theilen sich schneller als die anderen; zwei oder drei von ihnen schnüren sich ab und bleiben an dieser Stelle liegen, von hier aus wird dann das Entoderm gebildet. Das Blastocöl ist breiter und flacher geworden, und die dem eingestülpten Pol gegenüber liegenden Zellen erscheinen sehr lang (Fig. 57). Wenn die Blastula nun etwas schräg geschnitten ist, kann man Schnitte erhalten, in welchen die inneren Enden einiger langen Zellen in der Höhle sind und den Eindruck machen, als seien sie in der Höhle gelagerte Zellen. Nur eine vergleichende Untersuchung vieler Schnitte kann die wahre Sachlage enthüllen.

Während der Vermehrung der Blastulazellen erscheint am inneren Ende einiger Zellen der Einbiegung ein Kern.

Die kurzen Zellen der Einbiegung drängen nach innen und vereinigen sich wieder mit den wenigen Zellen, die sich von ihnen abgeschnürt haben, zu einer epithelartigen Schicht. Gleichzeitig erweitert sich die grubenförmige Einbuchtung in der Höhe und in der Tiefe (Fig. 58).

Diese Vorgänge sind so eng mit einander verbunden, dass man das Stadium, in dem die abgeschnürten Zellen noch nicht in das übrige Entoderm eingezogen sind, leicht übersehen kann, wenn man die allmähliche Entwicklung nicht durch sehr dünne und zahlreiche Schnitte verfolgt.

Bisweilen zeigt sich noch an der entwickelten Blastula die Eihaut, unter der ein oder zwei Polbläschen lagen (Fig. 59).

Später zieht sich der Eingang der Einbuchtung oder das Prostoma stärker zusammen, während das letztere oder das Entoderm sich erweitert und sich der Außenschicht oder dem Ektoderm nähert (Fig. 60). Dies erfolgt unter fortdauernder Theilung der dem Prostoma zunächst liegenden Entodermzellen. Endlich schwindet das Blastocöl vollständig in dem Maße, wie das Cölenteron sich vergrößert.

Schnitte aus der Mitte einer entwickelten Gastrula haben hufeisenförmige Gestalt (Fig. 61).

Die Entodermzellen sind kugelförmig, aber in ihrem Inhalt ähnlich den Ektodermzellen, die sehr lang, prismatisch und mit Dotterkörnern ausgefüllt sind. Ein großer Kern befindet sich an der Außen- und an verschiedenen Stellen der Innenseite des Ektoderms.

Auf Grund dieses Befundes kann die Gastrulation von C. arctica eine modificirte Art von Einstülpung genannt werden. Sie weicht von der in den anderen Formen gesehenen Einstülpung darin ab, dass einige Zellen von dem Pol der kleinen Zellen abgeschnürt werden, während diese Wand sich einstülpt, um das Entoderm zu bilden.

Sorgfältige Untersuchungen an ungefähr tausend Präparaten zeigten keine Spur einer Zelleneinwanderung von verschiedenen Seiten her, wie es McMurrich beschrieben hat.

Vergleichung der Gastrulation von Aurelia marginalis, Aurelia flavidula und Cyanea arctica.

Ein Überblick über die Gastrulation der in dieser Abhandlung beschriebenen Arten, welche Glieder derselben Unterordnung sind, zeigt, dass in allen, abgesehen von den Abweichungen, welche außerdem existiren mögen, inäquale Furchung stattfindet, und dass der Größenunterschied der Blastomeren während des ganzen Furchungsvorganges bleibt.

Das Blastocöl erscheint gewöhnlich in dem Stadium des acht- oder sechzehnzelligen Keimes.

Das Resultat der Furchung ist bei allen eine Blastula, die von einer zarten Membran umgeben wird und in Folge der ungleichen Furchung an einem Pole kürzere Zellen hat als am entgegengesetzten. Die Zellenstruktur ist scheinbar bei allen Species ziemlich gleich, obwohl das Ei von A. flavidula durchsichtig und C. arctica orangefarbig ist. Der Kern liegt in der jungen Blastula nahe der äußeren Peripherie der Zellen. Später finden sich auch einige Kerne an der inneren Fläche des Blastoderms. Die Höhlung enthält oft eine Flüssigkeit, in der Dotterkörner liegen können. Delamination tritt allein auf oder in Verbindung mit anderen Gastrulationsvorgängen.

In A. marginalis wird das Entoderm nur durch Abschnürung einiger Blastodermzellen von verschiedenen Stellen gebildet. Man kann kaum sagen, dass die Furchungshöhle direkt in das Cölenteron übergeht, weil die abgeschnürten Zellen mit den Blastulazellen nicht in engem Zusammenhang bleiben. Sie liegen durch das Blastocöl zerstreut, bis das Prostoma und das Cölenteron entstehen, worauf sie sich zu einer geschlossenen Schicht um das letztere gruppiren und das Ektoderm berühren.

Bei C. arctica ist die Delamination auf den Theil der Blastulawand beschränkt, der die kurzen Zellen enthält. Hier theilen sich die Zellen sowohl parallel wie senkrecht zur Oberfläche, und es entstehen kugelförmige Zellen, die sich zu einer Schicht zusammenschließen, welche durch Einstülpung grubenförmig wird. Die Art der Abschnürung scheint also keinen Unterschied in den Entodermzellen zu machen. Für A. flavidula müssen wir die Ergebnisse an beiden beschriebenen Portionen getrennt betrachten; denn sie stimmen mit einander nicht überein, obgleich in beiden Einwanderung und Abschnürung stattfand.

In der ersten Portion nahmen einige eingewanderte Zellen mit einer Anzahl abgeschnürter Zellen und einem unbedeutenden Theil der eingebogenen Blastodermwand an der Bildung des Entoderms Theil, während in der zweiten Portion (Annesquam) die größere Einstülpung nur bisweilen durch eingewanderte und abgeschnürte Zellen ergänzt wurde.

Welches ist nun die ursprüngliche und welches die modificirte Form der Bildung? und wodurch entstand die Modifikation? Wahrscheinlich waren die schon genannten äußeren Momente, Temperatur, Koncentration des Wassers etc. die Ursache für eine Abänderung von dem normalen Verlauf, den wir im Folgenden festzustellen versuchen wollen. Offenbar können wir aus der Häufigkeit einer Erscheinung bei verschiedenen Arten ihre Ursprünglichkeit erschließen und daraus dann die sekundären Abweichungen erkennen. Nun ist bei der Gastrulation der hier untersuchten Scyphomedusen die häufigste Erscheinung die Einwanderung und Abschnürung der Entodermzellen und daher muss sie auch als die ursprünglichste aufgefasst werden.

Bei den meisten von Anderen beschriebenen Discomedusen, mit Ausnahme von Pelagia noctiluca und Nausithoe marginata, findet ebenfalls Einwanderung und Delamination, wenn auch manchmal in kaum merklichem Grade statt. Auch hier ergiebt die Vergleichung, dass dies der ursprüngliche Vorgang ist und dass andere Erscheinungen der Gastrulation erst hieraus abgeleitet sind.

Die Delamination kommt eigentlich auch auf Einwanderung heraus, wie GOETTE schon behauptete; denn ob ein seitlicher oder ein innerer Theil der Blastulazelle sich abschnürt, einwandert und zur Bildung des Entoderms beiträgt, kann unmöglich von einer wesentlichen Bedeutung sein.

Nicht nur bei verschiedenen Gattungen der Discomedusen kommen Verschiedenheiten der Gastrulation vor, wie aus Beschreibungen hervorgeht, sondern sogar, wie A. flavidula zeigte, bei derselben Species.

Nach METSCHNIKOFF werden die niedrigsten Metazoa durch sogenannte gemischte Delamination gebildet, d. h. das Entoderm wird sowohl durch Einwanderung wie durch Delamination von Blastulazellen geformt; A. aurita (GOETTE) und Polyxenia (METSCHNIKOFF) sind hierfür gute Beispiele. Wenn dies die ursprüngliche Art ist, dann ist A. marginalis in derselben Richtung abgewichen wie Manicina (WILSON), bei welcher das ganze Entoderm durch multipolare Delamination gebildet wird; Chrysaora und Aquorea (CLAUS) hingegen zeigen bereits eine Beschränkung der Einwanderung auf einem Pol, sind nach einer anderen Richtung hin abgewichen. A. flavidula entwickelt sich wiederum abweichend; bei ihr findet noch Delamination und Einwanderung statt, welche jedoch allmählich abnimmt zu Gunsten der Einstülpung. Zwischen diesen und der größten Abweichung wie bei Pelagia, wo nur Einstülpung stattfindet, steht C. arctica als Übergangsform, da bei ihr eine geringe Einwanderung von einem Pol der Einstülpung vorangeht.

Die Entwicklung des Scyphostoma.

Die zweite Entwicklungsperiode der oben beschriebenen Arten umfasst die Bildung des Scyphostoma von der fertigen Gastrula bis zu der festsitzenden, mit vielen Tentakeln versehenen Larvenform. Ich werde diese Bildung hauptsächlich von A. marginalis beschreiben und von A. flavidula und C. arctica nur die Punkte hervorheben, worin sie von der ersteren abweichen.

Nach der Schließung des Prostoma ist die junge Planula eiförmig und ohne Nesselkapseln (Fig. 33). Sie wird dann elliptisch oder birnförmig, bedeckt sich mit dichten Wimpern und schwimmt unter Drehungen um ihre Längsachse (Fig. 21). Einige dieser Larven verbreiten sich an dem Ende, welches beim Schwimmen vorn liegt (Fig. 22). Sie haben eine große, vom epithelialen Entoderm umschlossene Höhle, und das Ektoderm ist am vorderen (Scheitel-) Pol dicker. Die wichtigste Veränderung besteht jedoch darin, dass sich an der Innenseite des Ektoderms (Fig. 34, 35), bei C. arctica (Fig. 62) auch im Entoderm, Nesselkapseln bilden. Mit dieser Zuthat erscheint die für die Cnidarier charakteristische Larvenform erreicht.

In älteren Planulae sind beide Flächen des Ektoderms mit Nesselkapseln besetzt, weil die entwickelten nach außen rücken. Ein Vergleich vieler Schnitte zeigt, dass in der Regel eine größere Anzahl derselben am schmäleren Pol, dem späteren oralen liegen (Fig. 80, 81, 82). Ausnahmsweise jedoch ist der breite Pol dichter mit Nesselkapseln besetzt (Fig. 62).

Von dieser Zeit an bis zur Bildung des Mundes machen sich bei A. marginalis einige Veränderungen bemerkbar, welche aus der Entwicklung anderer Discomedusen noch nicht beschrieben wurden. Das Ektoderm verdickt sich am hinteren (Scheitel-) Pol und springt konvex gegen den Urdarm vor (Fig. 80). Dann wird das Ende dieses Poles spitzer und in der Mitte des konvexen Vorsprunges des Entoderms entsteht gewöhnlich eine trichterförmige Einkerbung, die allmählich zu einer Röhre auswächst, welche beinahe die äußere Fläche erreicht (Fig. 81, 82). In der Einkerbung sammelt sich eine gallertartige Ausscheidung an, welche sich in sehr dünner Lage auch zwischen beiden Keimschichten befindet. Die meisten Autoren bemerkten eine Abplattung oder sogar eine als Saugnapf wirkende Grube am Scheitelpol, mit dem sich das Thier später anheftet. Wahrscheinlich aber ist, wie Einige annehmen, dass die Anheftung durch Sekretion aus drüsenartigen Ektodermzellen stattfindet, so fand ich es bei C. arctica; der helle Scheitelpol verjüngt sich gewöhnlich, plattet sich ab und scheidet eine zur Anheftung dienende Substanz aus. A. marginalis heftet sich dagegen durch Sekretion einer Kittsubstanz des konvex gebliebenen aboralen Poles fest (Fig. 83, 93). In den Fällen, wo eine Röhre am aboralen Pol vorhanden ist, erreicht sie zur Zeit der Befestigung die Peripherie. Ob die darin enthaltene Flüssigkeit irgendwie mit der Anheftung im Zusammenhang steht, ist nicht leicht zu entscheiden.

Die beiden Pole unterscheiden sich jetzt merklich von einander. Man könnte leicht zu der Annahme verleitet werden, dass das Thier sich an dem flachen (oralen) Pol anheften werde, und dass die trichterförmige Einkerbung am entgegengesetzten (aboralen) Pole die Stelle markire, wo der Mund durchbrechen werde (Fig. 83). Die Irrigkeit einer solchen Annahme ergiebt sich daraus, dass die Mitte des flachen Poles bereits anfängt sich einzustülpen, während die deltaförmige Einkerbung am entgegengesetzten Pol noch fortbesteht (Fig. 83, 85).

Kowalevsky hat an den Planulae von Lucernaria beobachtet, dass sie bei der Festsetzung eine gallertartige Substanz ausscheiden und sich einkapselten. Er konnte nicht entscheiden, ob der Vorgang ein normaler sei, oder ob er nur bei den in der Gefangenschaft lebenden Thieren aufträte.

Auch McMurrich sah, dass die Planula von C. arctica sich einkapselte und erst kurz vor der Bildung des Mundes ausschlüpfte. Obgleich sich während der Gastrulation meiner beiden Portionen von C. arctica kein Unterschied zeigte, trat ein solcher sogleich nach diesem Stadium hervor. In dem Material von Annesquam haben sich einige Gastrulae in Kapseln eingehüllt, in denen sie sich bis zur Mundbildung weiter entwickelten. Bei dem Material von Eastport dagegen kapselte sich keine einzige Planula ein. Die Kapseln haben ein hornartiges Aussehen, sind geschichtet und etwas durchsichtig. Die jüngsten dieser Formen sind sphärisch oder elliptisch, die älteren können kelch-, keulen- oder urnenartig gestaltet sein; sie sind mit einem Pol an der Kapsel angeheftet. Zwischen dieser und dem eingehüllten Embryo ist ein kleinerer oder größerer Zwischenraum. Schnitte jüngerer Stadien zeigen eine sphärische Masse, welche aus Dotter, Protoplasma und Ölkügelchen besteht und in der dunkle Chromatintheilchen zerstreut liegen (Fig. 94). Zellen lassen sich nicht unterscheiden. Bei älteren Formen erscheint im Inneren eine kleine Höhlung, von zwei schwach gesonderten Wandschichten umgeben (Fig. 95). Bei weiter entwickelten elliptischen oder kelchförmigen Formen ist die Höhlung von zwei Schichten umgeben; in der äußeren fängt die Zellenstruktur wieder an sichtbar zu werden. Aber die normalen Kerne sind noch nicht vorhanden. Später wird die Höhle der abgeplatteten urnenförmigen Larven von zwei Zellschichten eingeschlossen (Fig. 96); die Kerntheilchen sind verschwunden, und an ihre Stelle sind Kerne getreten, die nebst einigen Nesselkapseln und Dotterkügelchen die Zellen ausfüllen. Bei einigen noch später entwickelten Exemplaren löste sich das vordere Ende der Kapsel auf und ein Theil der Larve schlüpfte aus. Der gestreckte Stiel und die Fußscheibe schon ausgeschlüpfter Larven dieser Sendung waren ganz oder theilweise von einer hornartigen Schicht umgeben (Fig. 76). In den Larven der zweiten Sendung sammelte sich am Fuße Kittsubstanz in Form einer Platte an, welche die Befestigung bewirkte.

Mit Ausnahme von Kowalevsky und Goette nehmen Alle, die die

Entwicklung des Scyphostoma beobachtet haben, an, dass der Mund ein Durchbruch beider Keimschichten in der Mitte des freien Endes sei. Viele Beobachter stimmen mit Haeckel darin überein, dass dabei eine Wiedereröffnung des Prostoma stattfinde. Es ist bereits bewiesen worden, dass der Urmund der Gastrula und der Mund des Scyphostoma sich an demselben Pole bilden. Bei den Arten aber, welche ich beobachtete, ist der Mund weder ein Durchbruch, bei welchem Ektoderm und Entoderm zusammentreffen, noch eine Wiedereröffnung des Urmundes, sondern, wie Goette zuerst zeigte, eine neue Bildung.

Bevor sich das Thier mit dem drüsigen Körperende anheftet, was zu keiner ganz bestimmten Zeit geschieht, hat es an Umfang zugenommen, und sein Gewebe hat sich merklich verändert. Im äußeren Theile der schmalen stäbchenförmigen Ektodermzellen liegen Nesselkapseln von Protoplasma umgeben, während das innere Ende kleine dunkle, von Öltröpfchen und Dotterkörnchen umhüllte Kerne enthält. Diese unterscheiden sich merklich von den großen, in körnigem Protoplasma eingebetteten Entodermkernen. Bei C. arctica und A. flavidula sind die Kerne beider Schichten gleich; zwischen beiden Keimblättern erscheint ein Raum, in dem Gallertfasern liegen können. Dies Alles ist in den Larven von A. marginalis besser zu erkennen als in jenen von A. flavidula und C. arctica, so dass nicht nur überhaupt ein Unterschied der Zellen des Ektoderms und Entoderms sichtbar ist, sondern dass auch die Grenzen dieser beiden Schichten an den Stellen ihres Zusammenhanges leicht festzustellen sind.

Die birn- und keulenförmigen Larven flachen sich so ab, dass ihr, bei der Ansicht von vorn etwas viereckiges freies Ende zwei breite und zwei schmale Seiten besitzt; erstere sind parallel der Hauptebene, letztere parallel der Querebene (Fig. 88, 23). Im Centrum des freien Endes zeigt sich alsdann eine Einstülpung (Fig. 83), welche sich später in längerer oder kürzerer Ausdehnung röhrenförmig nach innen erstreckt. Gleichzeitig stößt das eingestülpte Ektoderm den Urdarm so herunter, dass an den schmalen Seiten zwischen dem äußeren und eingefalteten Ektoderm zwei nach aufwärts strebende Vorsprünge des Urdarmes entstehen (Hauptmagentaschen) (Fig. 83, 64), während an den breiten Seiten das äußere und innere Ektoderm zusammenstoßen (Fig. 87, 84, 63).

Wo das blinde Ende der eingestülpten Röhre die Decke des Urdarmes berührt, findet ein Durchbruch statt (Fig. 84, 64, 86), der in der Hauptebene liegt und sich bis auf beide Magentaschen erstrecken kann; gewöhnlich tritt er im Centrum ein bei C. arctica (Fig. 84, 64), wo die Einstülpung tief ist, gelegentlich auch seitwärts, wie bei

Manicina (25) und Cotylorhiza (10). Nach dem Durchbruch des Schlundes und der Entstehung der beiden Magentaschen der Hauptebene bilden die beiden Seiten der Querebene des Schlundes in Verbindung mit dem Darm zwei gerade Flächen (Fig. 84, 87), welche nur auf kurze Dauer gerade sind; da alsbald der Schlund sich in der Querebene erweitert und sich ausbuchtet, und zwar so, dass dadurch jederseits eine kleine blindsackartige Falte, der Anfang der zweiten Magentaschen, entsteht (Fig. 90, 68 *mq*, Fig. *B mq* p. 551). Ihre Taschenostien münden also in den Schlund (Fig. 98, 90, 68 *o*), und nicht nur über dem Niveau der Schlundpforte (Fig. 98, 99, 66 *o*), sondern auch über dem der Taschenostien der ersten Magentaschen.

Bei den Formen, die ich untersuchte, entstehen die zweiten Magentaschenpaare weder so tief noch so taschenartig als die ersten. Sie treten als Ausbuchtungen des Schlundes auf und entwickeln sich später zu großen Taschen, welche dann wie das andere Taschenpaar gebaut sind (Fig. 103, 67, 93 *mt*, Fig. *D mt* p. 551). Nur dass ihre Decken von ektodermalem Ursprung sind.

Taschenvorhänge, wie sie sich in der Hauptebene vorfinden, existiren nicht. Die ektodermalen Falten oder Umbiegungen des Schlundes könnten als solche aufgefasst werden (Fig. 68, 90 *v*) und würden mit denen der Hauptebenen aber ganz von ektodermaler Beschaffenheit übereinstimmen, wenn sie etwas tiefer herunterhängen würden.

Die wichtigsten Merkmale der Larvenform, welche Goette Scyphula genannt hat und als Grundform der Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren bezeichnet, sind das ektodermale Schlundrohr, und die vier es umgebenden blindsackartigen Magentaschen. Die Röhre, welche durch Einstülpung der freien Außenseite gebildet wurde und desshalb vom Ektoderm begrenzt ist, heißt Schlundrohr oder Stomadaeum. Ihre äußere Öffnung ist der Mund, die innere die Schlundpforte, welche direkt in die Darmhöhle einmündet; in diese münden außerdem die beiden Urdarmvorsprünge oder Hauptmagentaschen durch die Taschenostien; die zusammenstoßenden Blätter des Schlundes und der beiden Magentaschen bilden die Taschenvorhänge Goette's (Fig. 65, 86 *v*, *o*, *u*, *m*).

Aus der vorstehenden Beschreibung ergiebt sich, dass die Schlundpforte an der Stelle liegt, wo früher das Prostoma war, während der Mund eine vollständige Neubildung ist (Fig. 68, 65, 66, 67, 86 *m*, *u*). Wenn die Schlundpforte seitlich liegt, sind die Magentaschen und in Folge dessen auch die Taschenvorhänge von ungleicher Größe (Fig. 64, 84). Da man nicht genau bestimmen kann, wann die Bildung des zweiten Magentaschenpaares anfängt, so würde ich vorschlagen, die Larvenform

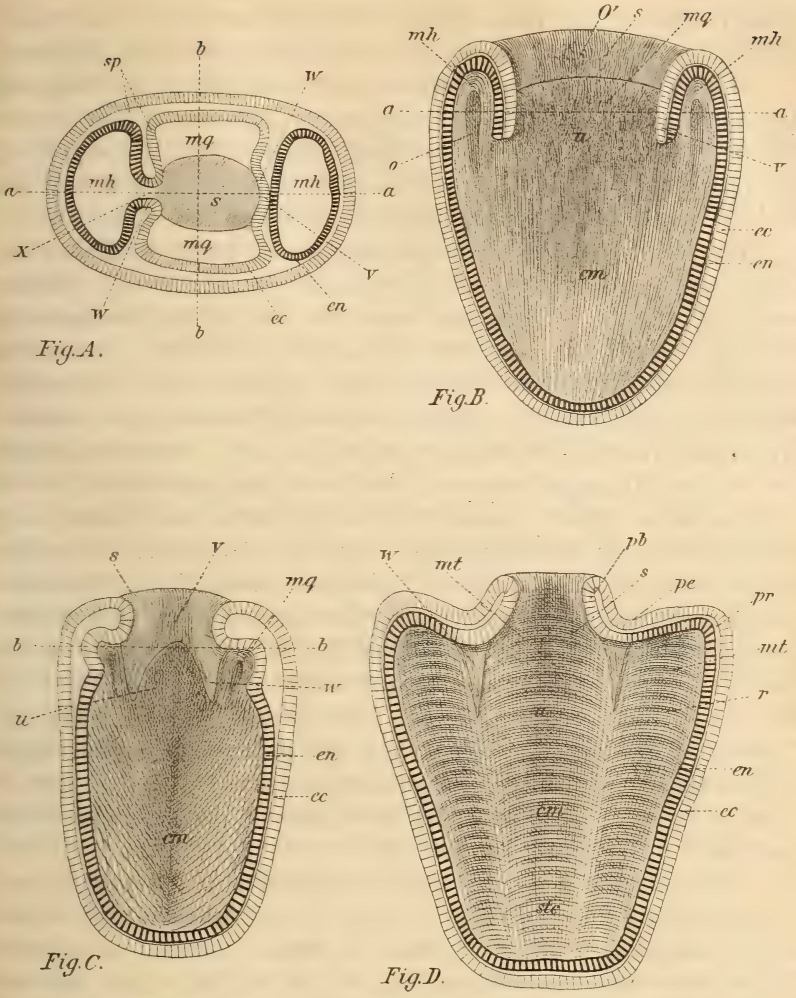


Fig. *A—D.*

Fig. *A.* Schematischer Querschnitt durch die Magentaschen (*a—a* Fig. *B*) einer Scyphula. *a—a*, Haupt-, *b—b*, Querebene; *mq*, *mh*, Magentaschen der Quer- und Hauptebene; *s*, Schlund über den Taschen; *v*, Taschenvorhang und *x*, Spalte desselben; die Entstehung der ektodermalen Leisten (*w*), welche später die Septen (*sp*) der Taschen verbinden.

Fig. *B.* Schematischer Längsschnitt einer Scyphula durch die Hauptebene (*a—a* Fig. *A*). *cm*, Centralmagen; *mh*, Taschen der Hauptebene; *o*, ihre Ostien und *v*, ihre Vorhänge, bestehend aus der Hauptebene des Schlundes und den anliegenden Seiten der Taschen; *s*, der Schlund über der Stelle, wo er, um die Taschen der Querebene *mq* zu bilden, sich ausbuchtet; *O′*, Mündung oder Ostien der Taschen der Querebene; *u*, Schlundpforte.

Fig. *C.* Schematischer Längsschnitt einer Scyphula durch die Querebene (*b—b* Fig. *A*). *mq*, Magentaschen der Querebene, die unten in Rinnen (*r*) auslaufen; *o*, ihre Ostien; *s*, Schlund; *v*, Vorhang der Tasche der Hauptebene, die nach Spaltung die Seitenreste, welche als Leisten (*w*) bestehen, zeigen; *u*, Schlundpforte.

Fig. *D.* Schematischer Längsschnitt einer älteren Scyphula, nach Bildung des Peristoms *pe*, Peristomrandes *pr*, Proboscis *pb* und Leisten *w*; *cm*, Centralmagen; *stc*, Stielkanal; *s*, der Schlund: *mt*, Magentaschen, die in offenen Rinnen (*r*) auslaufen.

schon von Beginn des eingestülpten Schlundes und des ersten Magentaschenpaares an bis zur Bildung der ersten Tentakel Scyphula zu nennen.

Das erste Taschenpaar (Hauptebene) ist also aus einem Vorsprung des entodermalen Urdarmes hervorgegangen, während sich das zweite Paar (Querebene) aus einer Ausbuchtung des Schlundes (Fig. *B*, *mq* p. 551), und folglich aus dem Ektoderm entwickelt. Diese Bildung stimmt mit der von Goette bei Cotylorhiza und Pelagia beobachteten überein.

Den histologischen Unterschied kann man in diesem Stadium durch Längs- und Querschnitte deutlich erkennen (Fig. 98, 99, 65). Mittlerweile hat sich der Schlund sehr verändert; bis zu den Taschenostien der Querebene ist er noch röhrenförmig (Fig. 97, 66, 67), dann dehnt er sich in diesen Taschen aus und bildet zwischen den vier Taschen vier Wülste (Fig. 99, 98 *w*), durch welche die Seiten der an einander grenzenden Taschen verbunden werden (Fig. *A*, *w*). Durch die Anlagen des zweiten Magentaschenpaares wird auch das Äußere der Larve in der Querebene dicker; dennoch ist die Querachse des Thieres noch immer kürzer als die Hauptachse. Nachdem sich jedoch die zweiten Magentaschen ausgebildet haben, findet eine entsprechende Verbreiterung der ganzen Larve in der Querebene statt. Hierdurch werden gleichzeitig die Schmalseiten beeinflusst (Fig. 98). Sie dehnen sich so aus, dass die unteren Ränder der Taschenvorhänge (Fig. *A* [*x*, *v*], Fig. *C* [*v*]) der ersten Magentaschen gestreckt und kürzer werden, wobei die Verkürzung in der Mitte am stärksten ist und daher einen bogenförmigen Verlauf des Randes zur Folge hat; die Magenostien (Fig. *A*, *B*, *C*, *o*, *mq*, *v*) werden denen des zweiten Paares näher gerückt, dadurch kommen die vier Ostien in ein Niveau zu liegen (Fig. 67, 93; Fig. *A*, *x*, Fig. *C*, *o* p. 551).

Die Seitentheile der Vorhänge erstrecken sich leistenartig nach unten als letzte Überreste (Fig. *A*, *C*, *D*, *w*) der Vorhänge. Die an einander stoßenden Wände der Taschen bilden mit den anliegenden Leisten vier senkrechte Septen (Fig. 98, 99, 66, 103 *w*, *sp*), die sich bis zum Centralmagen ausdehnen. Aus diesen Septen entwickeln sich später die interradialen Falten. Sie bestehen aus Ektoderm und Entoderm, während die Leisten und Alles, was sich aus ihnen bildet, ektodermalen Ursprungs ist (Fig. 98, 99, Fig. *A* [p. 551] *sp*, *w*).

Die Schlundpforte vereinigt sich mit den vier Taschenostien und bildet einen Hohlraum, der an den Centralmagen stößt; seine untere Grenze wird von den Leisten bestimmt (Fig. 99, 68, 66 *u*, *w*, Fig. *C*, *D*, *u*, *w*).

Um das nun verkürzte Schlundrohr liegen die vier blinden Enden der radialen Magentaschen, die allmählich seitwärts gezogen wurden (Fig. 93, 67 *mt*) und unten in flache Rinnen (Fig. *D*, *C*, *r*) auslaufen, wobei sie durch die interradialen Magenfalten und Septen getrennt werden (Fig. 104 *sp*, 100 *mf*). Später setzen sich diese Rinnen und Falten in den Centralmagen fort (Fig. 77 *mf*, *r*).

Bis zu dieser Zeit kann man den histologischen Unterschied zwischen Ektoderm und Entoderm noch erkennen. Kurz vor der Entwicklung der Tentakel verschwindet derselbe im unteren Theil der Taschen. Nur im Schlundrohr und am Rande der Septen kann man ihn sogar nach der Entwicklung der achten Tentakel noch wahrnehmen.

Die Veränderungen, die allmählich im Inneren der Larve stattgefunden haben, sind nicht ohne Einfluss auf ihre äußere Gestalt geblieben. Aus dem abgeflachten Thier mit zwei Taschen hat sich durch die Entstehung des zweiten Taschenpaares eine becherartige Form entwickelt, deren orale Hälfte mit konvexem Pol vierkantig ist; einige können auch birnförmig aussehen und die Anheftung kann schon in dieser Zeit erfolgen (Fig. 66, 67).

Über die oben beschriebene Entwicklungsperiode der Scyphomedusen sind Claus und Goette verschiedener Ansicht. Claus sagt: »Während ich die im Grunde der Einstülpung entstandene Öffnung als Mund betrachtete, welcher durch Wiederaufrichtung jener wieder an die Spitze des Aufsatzes kommt und demnach die innere Bekleidung desselben als entodermal ansehe, wird jene von Goette als eine vom Munde zu unterscheidende Schlundspalte aufgefasst, welche in der Tiefe verbleibt. Die innere Bekleidung des Mundaufsatzes ist demnach für ihn ektodermaler Natur und bildet die Bekleidung eines Schlundrohres, während die Öffnung an der Spitze des durch sekundäre Faltung des Ektoderms erhobenen Aufsatzes den neugebildeten Mund vorstellt.«

Da gerade diese Entwicklungsphasen des Scyphostoma, nämlich die Bildung des Schlundes und der damit zusammenhängenden Theile sehr wichtig erscheinen, schenkte ich diesen Punkten eine besondere Aufmerksamkeit. Ich kann nur versichern, dass alle meine an zahlreichen Präparaten gemachten Beobachtungen in dieser Periode lediglich Goette's Angaben bestätigen.

Das Vorhandensein der ektodermalen Taschen beweist schon allein, dass der Schlund sich nicht wieder ganz ausgestülpt haben kann, weder in der Querebene die der ektodermalen Taschen, noch in der Hauptebene, da aus dem unteren Theil dieser die beschriebenen vier vertikalen Leisten gebildet wurden, die nach unten zu in die konvexen Theile der Magenfalten übergehen, und dabei noch nach der Bildung von acht Tentakeln als Ektoderm zu erkennen sind. Zum weiteren Beweise, dass der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt, um die Proboscis zu bilden (Claus), führe ich schon hier an, dass ich einige lebende abgeflachte Larven mit einer langen Proboscis und zwei Tentakeln gesehen habe. Durchschnitte derselben zeigten in der Querebene die kaum begonnene Bildung des zweiten Taschenpaares und ließen das Ektoderm des Schlundrohrs noch deutlich erkennen (Fig. 71, 72, 73 *pb*, *A*, *s*, *an*). Obgleich diese frühzeitige Tentakelbildung abnormal sein kann, beweist sie doch die Unabhängigkeit der Entwicklung des Schlundes und der Proboscis.

Die beschriebene Metamorphose der ursprünglichen Anlagen setzt sich in der einmal eingeschlagenen Richtung fort. Die Fläche zwischen dem Mund und dem konvexen Rande des oralen Poles wird breiter und flacher, und wird zu dem sogenannten Peristom (Fig. 93 *pr*, *pe*) oder Mundscheibe. Letztere entsteht dadurch, dass die blinden Enden der Taschen an Umfang zunehmen, und indem sie sich ausdehnen aufwärts erstrecken, wodurch die äußere Körperform (Fig. 24 *pe*, *pr*) bedingt wird. Sie haben sich jetzt zu einem offenen, schirmartigen Dach mit vier durch Septen getrennten Ausbuchtungen unter dem Peristom entwickelt (Fig. *D*, *mt*). Die Ostien haben sich in die Mündungen der offenen Rinnen verwandelt, während die Reste der Vorhänge nur noch als ektodermale Leisten bestehen (Fig. *D*, *w*, Fig. 63). Unter dem schirmartigen Dach liegt der Centralmagen mit den rinnenförmigen Fortsetzungen der Taschen; dieser von Goette als Hauptdarm bezeichnete Theil setzt sich abwärts in den einfachen und engeren Stielkanal fort (Fig. 68 *stc*).

Das Schlundrohr hat sich bedeutend verkürzt und wird immer mehr in jenes Dach des Hauptdarmes hineingezogen; zuletzt ist es ein ektodermaler, mehr oder weniger horizontaler Ring nach innen vom Munde; an ihn schließen sich dann die Reste der vier Taschen und Septen an.

Der in der Mitte des Peristoms liegende Mund erscheint gewöhnlich unregelmäßig vierkantig oder rund; ausnahmsweise tritt er viereckig, wie in älteren Larven auf, wobei die Ecken aber interradial liegen können. Später rücken sie wahrscheinlich in ihre normale Stelle über die Magentaschen. Der Scheitelpol der Taschen dehnt sich bis zur äußeren Seitenwand des Peristoms aus, an dem durch Erhebung der Tentakeln ein Rand erzeugt wird, während die um den Mund liegenden Theile der Taschen und des Peristoms sich dem Schlundrohr zuneigen (Fig. 93). Die Lage der Taschen und Septen wird durch leichte Einsenkungen und Erhebungen des Peristoms (Fig. 24) angedeutet. Das Ektoderm des letzteren ist dünner geworden (Fig. 93, 68) und vertieft durch Hineinwachsen die Einsenkungen, so dass an dem Mund zwischen den Septen vier trichterförmige Einstülpungen (Septaltrichter) (Fig. 101 *Si*) entstehen, an deren Peripherie sich Muskelfibrillen bilden (Fig. 103, 104, 74 *st*, 105, 78, 74, 75 *l*), die sich später zu einem Längsmuskel verbinden. Dieser erstreckt sich in schräger Richtung nach der seitlichen Körperwand und läuft, sobald sich die Magenfalten gebildet haben, längs ihrem inneren oder äußeren Rande (Fig. 112, 75, 77, 78 *l*). In Längsschnitten sieht man, dass er aus Gallerte besteht, in der Fasern mit Kernen liegen. Querschnitte in der Höhe der Basis der Tentakeln vierarmiger Larven zeigen die Mündungen der Septaltrichter als halbmondförmige Öffnungen in der Nähe des Mundes (Fig. 103, 108, 70 *st*). Diese Öffnungen erweitern sich später derart, dass sie nur durch schmale Peristomstreifen von einander getrennt sind.

Aus Querschnitten des Stielkanals erkennt man die Durchschnitte der vier Längsmuskeln, welche, von Gallerte umgeben, zwischen den beiden Körperschichten liegen (Fig. 105, 107, 77 *l*).

Die Septaltrichter und die damit verbundenen Längsmuskeln sind bisher verschieden beschrieben worden. Die ersten Beobachter hielten die Längsmuskeln für Nährgefäße, die sich von der Mundscheibe bis zum Fuß in die Urdarmfalten erstrecken. Claus, Haeckel und Kowalevsky sahen sie als Längsmuskelstränge an. Kowalevsky glaubte, dass sie von zwei Magentaschen gebildet würden. Haeckel leitet sie von dem Ektoderm der Körperwand des Thieres her. Claus betrachtet sie in seinen früheren Arbeiten als Gebilde der entodermalen Magenfalten, später jedoch ließ er sie aus Ektodermzellen hervorgehen. Goette endlich behauptet, dass das ektodermale Trichterepithel Muskelepithel ist und dass die Muskelfasern sich intracellulär entwickeln. Meine Beobachtungen stimmen also mit dieser Aussage überein.

Nach Kowalevsky (ich citire nach 8) soll der eingestülpte Mundrand, indem er sich wieder zur Proboscis erhebt, eine Falte am Mund bilden, von welcher ein aufrechtstehender Rand ausgeht.

Claus ist der Meinung, dass das zur Schlundbildung eingestülpte Ektoderm, sich wiedererhebend, zur Bildung der Proboscis beiträgt. Nach Goette entsteht die Proboscis aus der Innenzone der Subumbrella, die den Mund umgiebt.

Aus den vorangehenden Beschreibungen wird die Unmöglichkeit der Entwicklung der Proboscis aus einer Wideraufhebung des Schlundrohres ersichtlich. Die Mundscheibe besteht jetzt aus kurzen, der Schlund dagegen aus langen Zellen (Fig. 68).

Gewöhnlich bildet sich schon vor der Entstehung der Septaltrichter am Munde eine kleine Ringfalte, die allmählich zur Proboscis auswächst. Die äußere Seite derselben besteht Anfangs aus kleinen Peristomzellen, während die innere aus langen Schlundrohrzellen gebildet wird (Fig. 102 *pb*).

Während der Entwicklung der oben erwähnten Organe bilden sich über zwei oder allen vier Taschen warzenartige Auswüchse des Peristomrandes, die Anlagen der vier primären Tentakeln, welche das Scyphostoma erst vollständig machen. Sie entstehen als Auswüchse beider Keimschichten.

Claus, Agassiz und Haeckel sind der Ansicht, dass die Tentakel gewöhnlich paarweise auftreten.

In C. arctica wachsen zuerst gewöhnlich zwei Tentakel und zwar über den Taschen der Hauptebene. In A. marginalis erscheinen alle vier ziemlich gleichzeitig, obgleich man auch manchmal die zwei der Hauptebene zugehörigen Paare zuerst bemerkt. Im Übrigen kommen gelegentlich auch Larven mit ein und drei Tentakeln vor.

Wenn man in diesem Stadium mit der Beobachtung des Scyphostoma beginnt, könnte man leicht, wie Haeckel, zu dem Schluss kommen, dass es ein Hydropolyp sei; denn in der That trifft man jetzt unter dem Peristom nur ein flaches Dach des Hauptdarmes mit den Septen oder Magenfalten an. In Wirklichkeit ist dies aber, wie ich beschrieb, das Ergebnis einer tiefer greifenden Metamorphose der ganz abweichenden Bildung der Scyphula, von der allenfalls die ektodermale Gewebebildung am Rande der Magenfalten und des Schlundrohrs kenntlich zurückbleibt, die aber für sich allein über ihren Ursprung nichts vermuthen lässt.

Die Vernachlässigung des Baues der Scyphula täuscht aber nicht nur einen hydropolypenartigen Habitus des Scyphostoma vor, sondern verbirgt uns auch die Übereinstimmung jenes ursprünglichen Baues mit der Organisation der Anthozoenlarven, welche in dem ektodermalen Schlunde und den ektodermalen Theilen der Magentaschen liegt (25). Der Schlüssel zum Verständnis der Scyphostomen, und damit der Scyphomedusen überhaupt, liegt in dem charakteristischen Bau der Scyphula und in ihrer Entwicklung.

Da man früher die strahlige Gliederung der Scyphostomen nur von den Tentakeln ableitete, so wurde auf ihre Vermehrung ein großes Gewicht gelegt. Sie erscheinen meist zu zweien oder vieren, ohne dass jedoch eine bestimmte Regel festgestellt werden konnte. Goette bewies aber, dass die eigentliche Strahlgliederung schon vor der Tentakelbildung in den Magentaschen und ihren Septen angelegt ist und sich auch später nur nach ihnen richtet. Denn die Tentakel entstehen immer interseptal über der Mitte der Taschen und vermehren sich nur nach vorhergegangener Theilung der Taschen. Um dies zu prüfen, zerlegte ich Larven mit zwei, drei etc. bis sechzehn Tentakeln in Schnitte. Überall fand ich ihre axialen Zellenstränge als Fortsetzungen der darunter liegenden Magentaschen. Das erste Paar der Tentakel erscheint über dem ersten Taschenpaar; bei Anwesenheit von drei Tentakeln fanden sich gewöhnlich vier, ausnahmsweise nur drei Taschen vor (Fig. 69). Letzteres muss als abnorm betrachtet werden. Nach dem Erscheinen des vierten Tentakels (Fig. 103, 70) ist die Achse der Hauptebene noch immer länger als die Querachse, während die Taschen jetzt von ungefähr gleicher Größe sind. Im Stadium von fünf Tentakeln sind auch fünf Taschen entstanden (Fig. 106), die dadurch gebildet wurden, dass sich eine Tasche des zweiten Paares theilte. Vor dem Erscheinen des sechsten Tentakels theilt sich auch die andere Tasche der Querebene (Fig. 108), und bevor der siebente und achte Tentakel zum Vorschein kommen, theilen sich beide noch einmal, wodurch zwei weitere sekundäre Taschen entstehen, während die beiden primären der Hauptebene noch immer ungetheilt sind (Fig. 110, 111 *pm*). Dies wird durch die Lage der septalen Trichtermündungen und durch die verschiedene Länge der Achsen bewiesen (Fig. 110, 111).

In Querschnittserien sieht man, dass die sekundären Taschen und Septen weniger tief hinabreichen als die primären, innen also immer untergeordnet bleiben; dass die vier sekundären Tentakel von den sekundären Taschen der Querebene entstehen, und dass sie über die Septen rücken. Die Tentakel also nicht von Septen herrühren. Bei der achtarmigen Larve von C. arctica und der zwanzigarmigen von A. marginalis fangen die Magenfalten an sich zu kräuseln und füllen später den größten Theil des Centralmagens aus (Fig. 77, 78 *mf*). Die Basis ihrer Zellen enthält Protoplasma und einen gallertähnlichen Stoff. In der kernhaltigen nach der freien Fläche gelegenen Zellenhälfte liegen verschiedene Arten von Nesselkapseln. Die Magenfalten werden vor der Strobilation zurückgebildet. Bei C. arctica verwandeln sich die Theile, welche von den primären Taschenvorhängen herrühren, die Leisten, schon im Stadium mit sechzehn Tentakeln in vier interradiale Ausbuchtungen, die im Schlundrohr weit hervorragen (Fig. 74, 79 *f*) und später als vier Filamente am Schlundrohr auftreten. Sie bezeichnen die Grenze zwischen dem entodermalen Darm und dem ektodermalen Schlundrohr und sind, wie aus Lage und Gewebe ersichtlich ist, ektodermalen Ursprungs.

Bei der vierarmigen Larve finden Gallertausscheidungen zwischen den beiden Körperschichten, besonders in der Fußgegend statt, welche sich später allmählich überallhin verbreiten.

Zwischen den Magenfalten und in dem Stiel erreicht diese Gallerte die stärkste Ausbildung (Fig. 105, 109 *g*).

Wenn acht Tentakel vorhanden sind, sieht man in der Gallerte Kerne und Fibrillen, die sich allmählich vermehren. Diese wie die Gallerte scheinen von dem Entoderm herzurühren, da sich im inneren Ende des Entoderms ähnliche Kerne und Gallerte vorfinden (Fig. 77, 78 *me*).

Obgleich man nicht sagen kann, dass diese intermediale Schicht aus zelligem Gewebe besteht, dient sie doch als Bindesubstanz oder Stützlamelle und kann als dritte Schicht oder primitive mesodermale Bindesubstanz betrachtet werden.

Das muskulöse Gewebe der jungen Scyphostoma prägt sich am auffallendsten in den Längsmuskeln zwischen den beiden Blättern der Tentakel, der Proboscis und des Schlundes aus. Wo es auftritt, ist es mit Gallerte umgeben und ein Produkt der Ektodermzellen (Fig. 111, 112, 113, 78 *mu*, *l*). Dies erkennt man auch daraus, dass es in der Proboscis, die aus zwei an einander liegenden ektodermalen Schichten gebildet wird, reichlich vorhanden ist (Fig. 107, 111, 112 *mu*). Die Innenseiten der Ektodermzellen, die mit flüssigem und körnigem Protoplasma angefüllt sind, scheiden sich ab und es entstehen an ihrer Stelle Fibrillen und Kerne, die eine muskulöse Schicht bilden.

Im Querschnitt eines Tentakels kann man beobachten, wie die Muskelfibrillen in verdichteter Gallertschicht koncentrisch um die axialen Zellen gelagert sind (Fig. 113). Die muskulösen Gewebe der verschiedenen Organe stehen in gewisser Verbindung unter einander, wie aus Längsschnitten ersichtlich ist (Fig. 112).

Schlussfolgerungen.

Seit jeher war es schwierig, die Scyphomedusen in richtige Beziehung zu anderen Coelenteraten zu bringen. Man nahm früher an, dass die Scyphomedusen von den Hydropolypen abstammten, indem ihre Larven nur durch die Anwesenheit von Magenfalten von eigentlichen Hydropolypen unterschieden wären. Als man darauf gastrale Falten auch in einigen Tubulariden etc. fand, wurde der Unterschied geringer und sie wurden von einigen Autoren sogar als wesentlich gleich angesehen.

In Folge dessen war man geneigt, die Scyphomedusen mit den Hydrozoen zu einer gemeinsamen Gruppe zu vereinigen. Beide Formen sollten sich daher gemeinsam durch den Mangel des ektodermalen Schlundrohres, der radialen Taschen und interradialen Septen von den Anthozoen unterscheiden.

Man nahm also an, dass die Scyphomedusen dem Ursprung nach zu derselben Gruppe wie die Hydromedusen gehörten und dass ihre diphyletische Abstammung eine verfehlte Theorie sei.

Andererseits glaubte man die Scyphomedusen und Scyphostomen durch den Besitz der Magenfalten den Anthozoen näher verwandt als irgend eine andere Klasse der Cölenteraten. Wegen der Ähnlichkeit ihres Baues betrachtete man die Scyphostomen und die Anthozoen nicht nur als nahe Verwandte, sondern nahm eine gemeinsame Ausgangsform mit vier Magenfalten und Taschen für beide an. Die genetische Zusammengehörigkeit dieser Ordnungen war aber nicht genügend bewiesen, um sie in eine Gruppe, die Scyphozoen, zu vereinigen, und die Hydromedusen, Hydropolypen und Siphonophoren in eine andere Gruppe, die Hydrozoen, zu ordnen. Verwandtschaft von Scyphostomen und Anthozoen ist durch Magenfalten nicht zu beweisen, weil solche auch bei (Tubularia) Hydropolypen vorkommen. Weiter war der Unterschied der Scyphostomen und Anthozoen, nämlich der Besitz von Septaltrichtern und ihren Muskeln bei den Scyphostomen unbekannt.

Die Frage nach der systematischen Stellung der Scyphomedusen kann freilich nur durch die Entwicklungsgeschichte entschieden werden. Diese lehrt aber gerade das Gegentheil von den genannten Ansichten. Denn in der Entwicklung der Scyphomedusen kommt die angebliche hydropolypenähnliche Form nicht vor und damit fällt auch der daraus gezogene Schluss.

Dagegen wies Goette nach, dass sich die Scyphostomen einerseits durch zahlreiche Merkmale von den Hydropolypen unterscheiden, andererseits aber mit den Anthozoen übereinstimmten.

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen an den Scyphomedusen, A. marginalis, A. flavidula und C. arctica tragen dazu bei, das Gewicht der von Goette aufgestellten Thatsachen zu verstärken.

Während die Gastrulation von A. marginalis, A. flavidula und C. arctica, wie ich oben beschrieben habe, nicht nur bei allen drei Species, sondern auch bei den Embryonen einer und derselben Species verschieden war, zeigte sich die Entwicklung der Scyphostomen bei allen in den wesentlichen Punkten gleich. Die junge Planula ändert sich allmählich histologisch und morphologisch und entwickelt sich zu einer Scyphula, deren Merkmale ein eingestülpter, ektodermaler Schlund und radiale Magentaschen sind. Der frühere Irrthum rührt aber daher, dass diese Bildung der Scyphula übersehen wurde; denn das Scyphostoma, welches aus einer eingreifenden Metamorphose der Scyphula hervorgeht, lässt allerdings von den vorausgehenden Bildungen kaum etwas erkennen und gestattete daher jene Annahme, dass es aus einem hydropolypenähnlichen Zustand hervorging. Ich habe gezeigt, dass während der Entstehung der Scyphostoma niemals ein Hydropolyp vorkommt und dass der Organismus, sobald die Taschen und Septen vorhanden sind, der Anthozoe gleicht, und dies um so mehr, als auch in einigen Anthozoen nachgewiesen wurde, dass die Septen theilweis ektodermalen Ursprungs sind und dass die Magenfilamente der Scyphostoma vom Ektoderm gebildet werden (24, 25).

Zum Schluss betone ich wiederholt, dass die wichtigste, hierauf bezügliche Beobachtung ist, dass der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt, was ich mit aller Deutlichkeit gesehen habe.

Würde das Prostoma direkt in den Mund übergehen oder die Wiedereröffnung des geschlossenen Prostoma im Grunde des Schlundes (Schlundpforte) zur Mundbildung führen, so würde die erörterte Bildung der Scyphomedusenlarven nicht stattfinden, und sie wären allerdings den Hydropolypen gleich. Thatsächlich geht ein Theil des Schlundes in die Magenfalten, Septen und Taschenvorhänge und später in die gastralen Filamente, ein anderer in das Schlundrohr und das zweite Paar der primären Taschen über. Desshalb ist der ganze orale Apparat ektodermal, während der Hauptdarm, mit Ausnahme des ektodermalen Theils, und die mesodermale Bindesubstanz entodermal sind.

Die Tentakel sind ihrem Ursprung nach sämmtlich interseptal. Die Grundzahl der Gliederung, die bei den Scyphomedusen vier ist, wird durch die Taschen, Septen, septalen Trichter und die Längsmuskeln angegeben. Die Stammform der Scyphomedusen und Anthozoen war demnach von scyphulaähnlicher Gestalt mit vierstrahligem radialen Bau.

Straßburg, im April 1894.

Litteraturverzeichnis.

1. L. Agassiz, Contributions to the Natural History of the U. S. of A. Vol. III & IV. 1862.
2. A. Agassiz, North American Acalephae. 1865. Museum of Comp. Zool. Harvard College.
3. F. M. Balfour, Comparative Embryology. 1881.
4. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. 1877. Wien. Denkschr. Akad. d. Wiss.
5. —— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. 1883. Leipzig.
6. —— Die Ephyren von Cotylorhiza und Rhizostoma und ihre Entwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien. 1884.

7. C. Claus, Über die Entwicklung der Scyphostoma und Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. Arb. Zool. Inst. Wien. 1890.
8. A. Goette, Entwicklungsgeschichte der A. aurita und Cotylorhiza tuberculata. Leipzig 1887.
9. —— Claus und die Entwicklung der Scyphomedusen. Leipzig 1891.
10. —— Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Diese Zeitschrift. Bd. LV. 1893.
11. E. Haeckel, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Jena 1881.
12. —— Das System der Medusen. 1 u. 2. 1879 u. 1880.
13. A. C. Haddon, Introduction to the Study of Embryology.
14. O. Hamann, Über die Entstehung der Keimblätter. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. VII. 1890.
15. P. Harting, Notices Zoologique. Niederländisches Archiv f. Zool. 1874—1875.
16. O. u. R. Hertwig, Der Organismus der Medusen. 1878.
17. A. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der Lucernaria. Zool. Anz. Vol. VII. 1884.
18. J. Loeb, Investigations in physiological Morphology. Journ. of Morph. Nov. 1892.
19. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
20. J. P. McMurrich, Contributions on the Morphology of the Actinozoa. Journ. of Morph. Vol. IV. 1891.
21. —— The Development of Cyanea arctica. American Naturalist. March 1891.
22. A. Schneider, Zur Entwicklungsgeschichte der A. aurita. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VI. 1870.
23. F. Smith, Gastrulation of Aurelia flavidula. Bullet. of the Museum of Comp. Zool. Harvard. 1891.
24. E. B. Wilson, The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
25. H. V. Wilson, Development of Manicina areolata. Journal of Morphology. Vol. II. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat angefertigt und verschieden vergrößert.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, abgeschnürte Zelle;
ab, aboraler (Scheitel-) Pol;
an, Anfang der Taschen;
b, Blastocöl;
c, Cölenteron;
cm, Centralmagen;
d, Dotterkügelchen;
e, eingewanderte Zelle;
ec, Ektoderm;
ei, Eimembran;
en, Entoderm;
f, Gastralfilament;
g, Gallerte;
h, Hauptebene;
hd, Hauptdarm;
i, Einkerbung; Einstülpung;
k, Kern;
kt, Kerntheilchen;

l, Längsmuskel;
m, Mund;
me, mesodermale Bindesubstanz;
mf, Magenfalten;
mh, Magentasche der Hauptebene;
mq, Magentasche der Querebene;
mt, Magentasche;
mu, Muskelfibrillen;
n, Nesselorgane;
o, Taschenostien;
p, Prostoma;
pb, Proboscis;
pe, Peristom;
pm, primäre Magentaschen;
pr, Peristomrand;
q, Querebene;
r, Rinne;
s, Schlund;
sm, sekundäre Magentaschen;
sp, Septa;
St, Septaltrichter;
st, Stiel;
stc, Stielkanal;
u, Schlundpforte;
ur, Urdarm;
v, Taschenvorhang;
w, Leisten von Ektoderm;
x, hornartige Kapsel;
y, oraler Pol.

Tafel XXXII.

Fig. 1—15 von Aurelia marginalis. 25—35×450.
Fig. 1. Reifes E.
Fig. 2—4. Zweizellige Stadien.
Fig. 5—6. Dreizellige Stadien.
Fig. 7—8. Vierzellige Stadien.
Fig. 9. Achtzelliges Stadium.
Fig. 10. Zwölfzelliges Stadium.
Fig. 11. 14zelliges Stadium.
Fig. 12. 32zelliges Stadium.
Fig. 13. 150zelliges Stadium.
Fig. 14. Ungefähr 300zelliges Stadium.
Fig. 15. Frühes Planulastadium.

Tafel XXXIII.

Fig. 21—35 Aurelia marginalis. 25—35×450.
Fig. 21—22. Planulae.
Fig. 23. Frühe Scyphula mit zwei Magentaschen (Hauptebene).
Fig. 24. Scyphula mit vier Magentaschen. Anfang der Proboscis.
Fig. 25. Längsschnitt einer 32zelligen Blastula.
Fig. 26. Längsschnitt einer 64zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.
Fig. 27. Längsschnitt einer 90zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.
Fig. 28. Querschnitt einer 125zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.
Fig. 30. Längsschnitt einer 175zelligen Blastula.
Fig. 31. Längsschnitt einer Gastrula.
Fig. 32. Längsschnitt einer älteren Gastrula.
Fig. 33. Längsschnitt einer frühen Planula.
Fig. 34. Längsschnitt einer älteren Planula.
Fig. 35. Querschnitt einer älteren Planula.

Tafel XXXIV.

Fig. 36—42 ×300 von Aurelia flavidula (Eastport).

Fig. 36, 37, 38. Längsschnitte von Blastulae mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen.

Fig. 39. Längsschnitt einer Blastula mit Zellen am abgeflachten Pol versammelt.

Fig. 40. Längsschnitt einer frühen Gastrula.

Fig. 41. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 42. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 43—53. >< 300. Von Aurelia flavidula (Annesquam).

Fig. 43, 44, 45. Längsschnitte von Blastulae mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen.

Fig. 46. Längsschnitt einer frühen Gastrula.

Fig. 47. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 48. Querschnitt einer Gastrula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 49. Querschnitt einer Gastrula mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen im Blastocöl.

Fig. 50. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 51. Querschnitt einer entwickelten Gastrula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 52. Querschnitt einer entwickelten Gastrula mit eingewanderter Zelle im Cölenteron.

Fig. 53. Längsschnitt einer Planula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 54—62. >< 250. Von Cyanea arctica.

Fig. 54. Längsschnitt einer Blastula.

Fig. 55. Längsschnitt einer späteren Blastula.

Fig. 56. Längsschnitt einer späteren Blastula.

Fig. 57. Längsschnitt einer noch späteren Blastula mit abgeschnürten Zellen.

Fig. 58. Längsschnitt einer Blastula, Anfang der Einstülpung.

Fig. 59. Schräger Schnitt einer Gastrula, mit Polbläschen.

Fig. 60. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 61. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 62. Längsschnitt einer Planula mit Nesselkapseln im Entoderm.

Tafel XXXV.

Fig. 63—73 >< 250; 74—76 + 79 >< 125; 77—78 >< 62. Cyanea arctica.

Fig. 63. Längsschnitt der Querebene, eingestülpter Schlund.

Fig. 64. Längsschnitt der Hauptebene, mit seitlichem Durchbruch des Schlundes.

Fig. 65. Längsschnitt der Hauptebene einer Scyphula mit vier Taschen.

Fig. 66. Schräg durch Septa und Magentasche der Querebene.

Fig. 67, 68. Längsschnitte durch die Querebene älterer Scyphulae.

Fig. 69. Querschnitt durch den Schlund und Taschen eines dreiarmigen Scyphostoma.

Fig. 70. Querschnitt, etwas schräg durch den Mund eines vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 71, 72, 73. Querschnitte verschiedener Gegenden des Schlundes eines zweiarmigen Thieres.

Fig. 71. Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakeln.

Fig. 72. Querschnitt weiter unten durch Schlund und Magentaschen, in der Querebene Ausbuchtung des Schlundes der Anfang des zweiten Magentaschenpaares.

Fig. 73. Querschnitt weiter unten durch die Schlundpforte.

Fig. 74. Längsschnitt eines 16armigen Scyphostoma, mit dem Anfang eines Gastralfilamentes.

Fig. 75, 76. Längsschnitte nahe der Mitte und dem Ende einer Serie eines achtarmigen Scyphostoma. Der Stiel von einer hornartigen Schicht umgeben.

Fig. 77. Querschnitt eines 20armigen Scyphostoma, die Magenfalten und Rinnen zeigend.

Fig. 78. Längsschnitt von einem 20armigen Scyphostoma, den Längsmuskel zwischen den Magenfalten zeigend.

Fig. 79. Längsschnitt von einem Theil eines 20armigen Scyphostoma mit Anfang eines Gastralfilamentes.

Tafel XXXVI.

Fig. 80—93 ⨯ 300. Aurelia marginalis.

Fig. 80. Längsschnitt späterer Planula mit verdicktem Ektoderm am Scheitelpol.

Fig. 81. Längsschnitt noch späterer Planula mit verdicktem Ektoderm am Scheitelpol.

Fig. 82. Längsschnitt noch späterer Planula und trichterförmiger Einkerbung

Fig. 83. Längsschnitt, Hauptebene mit Schlundeinstülpung und Anfang der ersten Magentaschen.

Fig. 84. Längsschnitt der Querebene mit Schlundeinstülpung und seitlicher Durchbruch des Schlundes.

Fig. 85. Längsschnitt der Hauptebene mit Schlundeinstülpung.

Fig. 86. Längsschnitt der Hauptebene einer Scyphula mit den zwei ersten Magentaschen, Mund, Schlundpforte, Vorhänge etc.

Fig. 87. Längsschnitt durch die Querebene, Anfang des Durchbruches des Schlundes.

Fig. 88, 89. Querschnitte durch den Schlund einer Scyphula mit den zwei ersten Magentaschen.

Fig. 88. Querschnitt nahe dem Munde.

Fig. 89. Querschnitt nahe der Schlundpforte.

Fig. 90. Längsschnitt durch die Querebene einer Scyphula, die Ausbuchtung des Schlundes, den Anfang der zweiten (ektodermalen) Magentaschen zeigend.

Fig. 91, 92. Längsschnitte durch die Hauptebene einer Scyphula mit vier Magentaschen.

Fig. 91. Längsschnitt nahe der Mitte der Serie.

Fig. 92. Längsschnitt weiter entfernt von der Mitte und durch die ektodermale Magentasche.

Fig. 93. Längsschnitt einer älteren Scyphula mit Peristom und Proboscis.

Fig. 94, 95, 96 ⨯ 300. Encystirte Cyanea arctica.

Fig. 94. Schnitt einer eingekapselten Gastrula.

Fig. 95. Längsschnitt einer eingekapselten Planula.

Fig. 96. Längsschnitt einer älteren Form.

Tafel XXXVII.

Aurelia marginalis.

Fig. 97, 98, 99, 100. Querschnitte einer Scyphula mit vier Magentaschen.

Fig. 97. Querschnitt nahe dem Munde.

Fig. 98. Querschnitt durch die ektodermalen Magentaschen (*mq*) der Querebene und (*o*) ihren Ostien, und (*mh*) die entodermalen Magentaschen der Hauptebene und (*v*) ihrer Vorhänge, *sp* die Septen.

Fig. 99. Querschnitt an der Schlundpforte, die vier ektodermalen Leisten zeigend.

Fig. 100. Querschnitt unter der Schlundpforte, durch (*r*) Rinnen und (*mf*) Magenfalten. Fortsetzungen der Ein- und Ausbuchtungen der Taschen und Septen im Centralmagen.

Fig. 101. Schräger Längsschnitt radial durch eine Magentasche und interradial durch einen Septaltrichter.

Fig. 102. Längsschnitt, Radialebene durch zwei Tentakel eines vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 103, 104, 105. Querschnitte verschiedener Gegenden einer vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 103. Querschnitt etwas schräg, nahe dem Munde. Auf einer Seite die zwei Magentaschen, zwischen ihren Septen die Längsmuskeln, am Rande der Septen die ektodermalen Leisten, auf der anderen Seite die Mündungen der Septaltrichter und zwei Tentakel zeigend.

Fig. 104. Querschnitt weiter unten als Fig. 103 durch die vier Magentaschen, Septen und Leisten.

Fig. 105. Querschnitt durch den Stielkanal.

Fig. 106. Querschnitt am Mund eines fünfarmigen Scyphostoma, sowohl die primären als sekundären Magentaschen zeigend.

Fig. 107, 108, 109. Querschnitte verschiedener Gegenden eines sechsarmigen Scyphostoma.

Fig. 107. Querschnitt durch die Basen der sechs Tentakel und durch die Proboscis.

Fig. 108. Querschnitt durch den Mund und Magentaschen; zeigend, dass die Taschen der Querebene sich getheilt haben.

Fig. 109. Querschnitt durch den Stiel, Gallerte, Kerne und Durchschnitte der Längsmuskeln zeigend.

Fig. 110, 111. Querschnitte über und unter dem Schlundrohr eines achtarmigen Scyphostoma, zeigend, dass die Taschen der Hauptebene ungetheilt sind, während die der Querebene je zwei sekundäre Taschen, die über die Septen gerückt sind oder geschoben wurden, abgeschnürt haben.

Fig. 111. Querschnitt unter dem Schlunde durch die vier primären Magentaschen.

Fig. 112. Längsschnitt nahe der Mitte einer Serie eines achtarmigen Scyphostoma.

Fig. 113. Querschnitt eines Tentakels × 1125. Die muskulöse Schicht zeigend.

Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer mit Berücksichtigung der Zahnentwicklung im Allgemeinen.

Von

Alfred Hoffmann in Leipzig.

Mit Tafel XXXVIII.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Leuckart unternommen, um die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer festzustellen. Im Anschluss hieran sind noch eine Reihe anderer Thatsachen in Bezug auf die allgemeine Entwicklung der Zähne berücksichtigt worden, welche ich im Folgenden darzulegen versuchen werde.

Die Untersuchungen sind unter der Leitung des Herrn Geheimrath Leuckart ausgeführt worden, und es sei mir desshalb zunächst gestattet, ihm sowohl für die mir hierbei zu Theil gewordene gütige Unterstützung, als auch für die vielseitige Anregung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Zu eben so großem Danke bin ich Herrn Geheimrath Leuckart ferner verpflichtet durch die große Liberalität, mit welcher er mir das für meine Zwecke brauchbare Material des zoologischen Institutes zur Verfügung stellte, sowie für die liebenswürdige und häufige Überlassung der einschlägigen Litteratur.

Aus diesem Anlass statte ich auch den Herren Geheimrath Prof. Dr. Ludwig und Prof. Dr. Spalteholz für die bereitwilligst ertheilte Erlaubnis zur Benutzung der Bibliothek des physiologischen, bez. anatomischen Institutes meinen verbindlichsten Dank ab.

1. Die Entwicklung der Zähne des Schafes in morphologischer Hinsicht.

Bei allen bis jetzt über die Entwicklung der Zähne angestellten Untersuchungen ist fast ausschließlich auf die Verhältnisse der Zahnleiste Rücksicht genommen worden, während sich über die bei Säugethieren mit vollständiger Bezahnung im embryonalen Leben auftretende zweite Epithelleiste, welche nach außen von der Zahnleiste verläuft und die Bildung der Lippen-Wangenfurche bedingt, nur wenige Angaben finden.

Erst Röse[1] hat dieselbe beim Menschen genauer beschrieben und die Bezeichnung »Lippenfurchenleiste« angewendet.

Auf die Wichtigkeit der Wechselbeziehungen in der Ausbildung der Zahn- und der Lippenfurchenleiste bin ich durch die Untersuchung der im ausgebildeten Thiere zahnlosen Stellen der Kiefer, besonders der Region der oberen Vorderzähne, von Wiederkäuerembryonen aufmerksam geworden und werde desshalb bei der nachstehenden Schilderung nicht nur die auf die Entwicklung der Zähne sich beziehenden Verhältnisse allein berücksichtigen, sondern auch die die Bildung der Lippen-Wangenfurche betreffenden und mit denen der Zahnentwicklung selbst in enger Beziehung stehenden Erscheinungen eingehend betrachten.

Bevor ich an die Aufzählung der betr. Befunde gehe, sei es mir gestattet, eine kurze Beschreibung des definitiven Zustandes, wie er uns im ausgebildeten Thiere entgegentritt, vorauszuschicken.

Die Bezahnung der Wiederkäuer — ich beschränke mich vor Allem auf das Schaf und das Rind — besteht vorn im Unterkiefer jederseits aus vier einander ganz ähnlich gebauten Zähnen, welche die drei Schneidezähne und den Eckzahn darstellen. Die vielfach in der Litteratur wiederkehrenden Angaben[2], dass »die Wiederkäuer acht, also jederseits vier Schneidezähne im Unterkiefer besäßen«, und dass »die unteren Eckzähne fehlen«, entsprechen nicht den wahren Verhältnissen. Denn obgleich der Eckzahn vollständig die Form eines Schneidezahns zeigt, ist er thatsächlich doch kein solcher, sondern nur ein modificirter Eckzahn, der im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wiederkäuer seine ursprüngliche specifische Form aufgegeben und die Schneidezahngestalt angenommen hat, ein Umstand, der durch paläontologische Befunde klar gestellt worden ist. In Bezug auf diese letzteren verweise ich besonders auf die Arbeit Schlosser's[3].

Im Bereich der unteren Schneide- und Eckzähne ist nun der Unterkiefer durch eine tiefe Furche, die Lippenfurche, von der Unterlippe getrennt. Dasselbe Verhalten findet sich in der Region der drei Prämolaren und der drei Molaren, sowohl im Unter-, als auch im Oberkiefer. Etwas anders entwickelte Zustände finden sich dagegen im Bereich der oberen, bei den recenten Wiederkäuern, mit Ausnahme der Tylopoden, nicht mehr zur Ausbildung kommenden Vorderzähne. Es ist zwar daselbst in Folge der starken Entwicklung der Oberlippe, welche zusammen mit den unteren Schneide- und Eckzähnen als Greif- bezw. Rupfapparat zum Erfassen der Nahrung dient, eine Trennung zwischen Lippe und Kiefer eingetreten, es existirt also eine Lippenfurche; dieselbe ist jedoch wegen der durch das Fehlen der Zähne bedingten relativ geringen Höhe des Kiefers an dieser Stelle nicht so deutlich ausgeprägt, wie an der entsprechenden Partie des Unterkiefers. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse im Bereich des ebenfalls fehlenden Eckzahns des Oberkiefers, sowie des ersten oberen und des ersten unteren Prämolaren. Die Lippen-Wangenfurche ist also auch an diesen Stellen zwar vorhanden, tritt aber bei Weitem nicht so scharf hervor, wie an den zahntragenden Theilen der Kiefer, weil sie hier in Folge der starken Entwicklung der Alveolarfortsätze viel deutlicher sichtbar ist.

---

[1] Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[2] z. B. Leisering u. Müller, Anatomie der Haussäugethiere. — C. G. Giebel in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 5. Abth. Lief. 6—14.

[3] Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XII.

Das mir zur Verfügung stehende Material waren hauptsächlich Embryonen vom Schaf, deren Köpfe nach vorausgegangener Fixirung durch Sublimat in bekannter Weise weiter behandelt und in frontale Schnittserien von 10 μ Stärke zerlegt wurden. — Zur Färbung diente theils Boraxkarmin, theils Boraxkarmin-Indigkarmin. Letzteres in der von Rawitz[1] angegebenen Weise hergestellt, lieferte in Bezug auf scharfe Kernfärbung und deutliche Differenzirung der einzelnen Gewebe namentlich bei älteren Stadien günstigere Resultate als Boraxkarmin allein. — Als Entkalkungsflüssigkeit wurde 70%iger Alkohol mit 5 bis 10%iger Salpetersäure benutzt. — Die angegebenen Längenmaße der Embryonen sind von der Schnauzenspitze über den Rücken bis zur Schwanzwurzel gerechnet.

Bei dem jüngsten zur Untersuchung gelangten Embryo von 5,5 cm Länge ist der Gaumen in seiner Ausdehnung noch vollständig offen. Im vorderen Theile des Unterkiefers sind noch keine Knochenbälkchen wahrnehmbar; dieselben zeigen sich vielmehr erst hinter der Anlage des Eckzahns und nehmen in dorsaler Richtung beständig an Größe zu. Vom Zwischenkiefer findet sich noch keine Andeutung; dagegen ist der Oberkiefer bereits vollständig angelegt und reicht demgemäß nach vorn bis an das hintere Ende der Anlage des oberen Eckzahns.

---

[1] Leitfaden für histologische Untersuchungen.

Die Zahnleiste durchzieht den Unterkiefer als eine kontinuirliche Epitheleinsenkung, steht in der Medianlinie mit ihrer rechten und linken Hälfte in direktem Zusammenhang und reicht über das ventrale Ende der beiden vereinigten Meckel'schen Knorpel nach vorn hinaus. Die Anlagen der drei Schneidezähne und des Eckzahns sind deutlich erkennbar und befinden sich sämmtlich auf dem knospenförmigen Stadium[1]. Diejenige des ersten Schneidezahns (Id_1) zeigt jedoch eben so wie die des zweiten (Id_2) eine größere Entwicklung als die Anlage des dritten Schneidezahns (Id_3) bez. des Eckzahns (Cd). Die Ausbildung der unteren vorderen Milchzähne nimmt also progressiv von vorn nach hinten ab, ein Umstand, der durch die späteren Untersuchungen von Neuem bestätigt wird.

Hinter der Eckzahnanlage zieht die Zahnleiste ununterbrochen in dorsaler Richtung weiter und zeigt dabei fast das gleiche Aussehen, wie zwischen den einzelnen Anlagen der vier Vorderzähne, d. h. sie stellt eine schmale, vom Mundhöhlenepithel mehr oder weniger horizontal in das Bindegewebe des Kiefers eindringende, im Querschnitt mehr lange als breite Epithelerhebung dar. Die Zahnleiste findet sich demnach auch in der Region des nicht zur Ausbildung kommenden vordersten Prämolaren Pd_4[2], genau wie an den anderen Stellen des Unterkiefers, zeigt aber daselbst weder in dem vorliegenden, noch in einem der älteren Stadien irgend eine als die rudimentäre Anlage dieses verloren gegangenen Zahns zu deutende Anschwellung an ihrer tiefsten Stelle (Fig. 1 *u.Zl*).

---

[1] Ich bediene mich der Einfachheit halber der von Leche (Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX) für die verschiedenen Entwicklungszustände vorgeschlagenen Bezeichnungen, und zwar stellt das knospenförmige Stadium die als erste Differenzirung jeder einzelnen Zahnanlage aufzufassende Anschwellung des tiefsten Theils der Zahnleiste, das kappenförmige Stadium die beginnende Erhebung der bindegewebigen Papille und das glockenförmige Stadium »das Kulmen der Ausbildung« des epithelialen Theiles der Zahnanlagen dar, an welchem sich kurze Zeit später Rückbildungserscheinungen geltend zu machen beginnen.

[2] Bei der numerischen Bezeichnung der einzelnen Backzähne versehe ich gemäß den Angaben Schlosser's (Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XII) den letzten Milchbackenzahn bez. Prämolaren sowie den letzten Molaren mit Pd_1 resp. P_1 und M_1, ein Verfahren, welches durch den im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wiederkäuer eingetretenen Verlust des vordersten Prämolaren P_4 bedingt ist. Die Numerirung der Backenzähne schreitet also von hinten nach vorn weiter, so dass der vorderste derselben, welcher allerdings, wie soeben erwähnt, bei den recenten Wiederkäuern nicht mehr zur Ausbildung kommt, als Pd_4 bezw. P_4 und der erste Molar als M_3 bezeichnet wird. Die Milch- bez. bleibenden unteren Schneidezähne werden dagegen von der Mittellinie aus gerechnet und mit Id_{1-3} bezw. I_{1-3}, der Eckzahn mit Cd bezw. C aufgeführt.

Weiter rückwärts treten alsdann die Anlagen der drei Milchbackenzähne auf, welche bezüglich ihres Entwicklungszustandes gerade das entgegengesetzte Verhalten, wie diejenigen der vier Vorderzähne zeigen. Der erste Milchbackenzahn Pd_3 ist noch am weitesten in der Ausbildung zurück und nur als eine geringe Verdickung am unteren Rande der Zahnleiste wahrzunehmen, während Pd_2 bereits das knospenförmige und Pd_1 das kappenförmige Stadium deutlich erreicht haben. Bei letzterem ist es somit schon zur Erhebung einer, wenn auch noch sehr niedrigen bindegewebigen Papille gekommen, welche, wie ausdrücklich hervorgehoben werden soll, eine einfache und ungetheilte ist, ein Verhalten, auf das ich später bei Betrachtung der Concrescenztheorie zurückkommen werde. Aus dem verschiedenen Ausbildungsgrade der Anlagen der Milchvorderzähne bez. der Milchbackenzähne erkennt man, dass sich für diese beiden Zahnarten in der Entwicklung eine verschiedene Reihenfolge geltend macht, indem die Differenzirung der Id_{1-3} und des Cd in der Richtung von vorn nach hinten, die der Pd_{3-1} dagegen in der Richtung von hinten nach vorn vor sich geht.

Die Lippenfurchenleiste verläuft nach außen von der Zahnleiste, wie diese durch die ganze Länge des Unterkiefers und steht demgemäß auch vorn in der Medianlinie mit ihrer rechten und linken Hälfte in Zusammenhang. Während sie nun im Bereich der drei Schneidezähne und des Eckzahns von mächtiger Entwicklung ist und einen im Querschnitt annähernd dreieckigen, mit der Basis nach der Mundhöhle zu gelegenen und in das Bindegewebe eindringenden Epithelzapfen darstellt, erscheint sie hinter der Anlage von Cd, also in der Region von Pd_4 äußerst flach, so dass sie nur durch den Verfolg der Serie von einer bedeutungslosen Epitheleinsenkung unterschieden werden kann (Fig. 1 *u.Ll*). Entsprechend den Anlagen der drei Milchbackenzähne ist sie dagegen wieder deutlich ausgeprägt, wenn auch in ihrer Form von dem vorderen, ventralen Theile etwas differirend.

Im Oberkiefer steht die Zahnleiste in der Mittellinie, gleich derjenigen des Unterkiefers, mit ihrer rechten und linken Hälfte in breitem Zusammenhang und zieht von da aus jederseits ohne Unterbrechung nach hinten.

Im vorderen Theile bis in die Gegend der Mündung des Jacobson'schen Organs in den Stenson'schen Kanal behält sie ihre Form fast unverändert bei und erscheint im Querschnitt, ähnlich wie die untere Lippenfurchenleiste an der korrespondirenden Stelle, ebenfalls als ein ungefähr dreieckiger Zapfen, dessen Spitze nach oben liegt, wie es

Schwink[1] in seiner Fig. 10 abgebildet hat. Es ist also in dem vorderen Theile der oberen Zahnleiste keine als Anlage eines der verloren gegangenen *I* zu deutende Veränderung nachweisbar, eben so wenig wie dies in einem der späteren Stadien möglich ist. Dagegen zeigt sich ungefähr 35 Schnitte hinter dem vorderen Ende des Jacobson'schen Organs eine deutliche Anschwellung an der tiefsten Stelle der Zahnleiste, die auf dem knospenförmigen Stadium stehende Anlage des dem ausgebildeten Thiere ebenfalls fehlenden oberen Eckzahns (Fig. 1 *Cd*).

Gleichzeitig mit dieser Anlage oder richtiger noch eine kleine Strecke vor derselben tritt nach außen von der Zahnleiste eine zweite, in diesem ihren vorderen Theile allerdings sehr flache Epitheleinsenkung auf, welche von hier aus als kontinuirliche Leiste in dorsaler Richtung weiter zieht, dabei beständig an Tiefe zunehmend, so dass sie gegenüber der Eckzahnanlage schon deutlicher als an ihrem ventralen Ende wahrgenommen werden kann (Fig. 1 *o.Ll*). Es ist dies die Lippenfurchenleiste, welche demnach in der vorderen, den fehlenden Schneidezahnanlagen entsprechenden Region nicht selbständig ausgebildet ist, sondern noch völlig mit der einzigen daselbst vorhandenen Epitheleinsenkung, mit der Zahnleiste, zusammenhängt. Sie differenzirt sich von der letzteren also erst weiter dorsalwärts, während diese (die Zahnleiste) als in ganzer Ausdehnung entwickelt aufzufassen ist. Man überzeugt sich hiervon besonders deutlich dann, wenn man bei der Betrachtung der Serie mit den dorsalen Schnitten beginnt, indem auf diese Weise die allmähliche Abflachung der Lippenfurchenleiste nach vorn deutlich zu verfolgen ist, eben so wie der direkte Übergang des hinteren, die Anlagen der drei *Pd* tragenden Abschnittes der Zahnleiste in den vorderen, der Region der *I* entsprechenden Theil derselben.

Die den Anlagen der oberen Pd_{3-1} gegenüberliegende Partie der Lippenfurchenleiste zeigt fast genau dasselbe Verhalten, wie die des Unterkiefers an den entsprechenden Stellen.

Hinter der Anlage sowohl des oberen, als auch des unteren Pd_1 verschmilzt sie alsdann sehr bald mit der Zahnleiste, so dass hier noch der primitive Zustand, wie in der Region der oberen *I* vorhanden ist, welcher sich nach den Angaben Röse's[2] ursprünglich über der ganzen Länge der Kiefer findet, i. e. es ist nur eine einzige Epitheleinsenkung vorhanden, und dieses ist eben die Zahnleiste.

---

[1] Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.

[2] Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

An den Anlagen der oberen Milchbackenzähne begegnet man denselben Verhältnissen, wie an denen des Unterkiefers, und es kann in Folge dessen unter Hinweis auf das hierüber auf p. 570 Gesagte eine nochmalige Beschreibung unterbleiben.

Der nächstdem untersuchte Embryo von 7,5 cm Länge entspricht einem Stadium, in welchem der Gaumenschluss sich soeben in seiner ganzen Länge vollzogen hat, wesshalb man zwischen den verwachsenen Gaumenfortsätzen der rechten und linken Seite in der Mittellinie noch deutliche Reste der früheren epithelialen Bekleidung dieser Stellen erkennt. — Die knöcherne Anlage des Unterkiefers ist nach der ventralen Seite weiter geschritten; dessgleichen ist jetzt die Anlage des Zwischenkiefers jederseits vor der oralen Mündung der Stenson'schen Kanäle nachweisbar.

Die Veränderungen, welche sich gegenüber dem jüngeren Stadium an der Zahnleiste, bez. an den einzelnen Zahnanlagen vollzogen haben, sind nicht sehr bedeutend.

Im Unterkiefer findet man die Anlagen der drei Schneidezähne und des Eckzahns nur wenig weiter entwickelt, indem *Cd* die Knospenform völlig erreicht hat, während an Id_1 der Übergang zum kappenförmigen Stadium bemerkbar ist. Im Bereich von Pd_4 hat kein Fortschritt Platz gegriffen; es sind daselbst vielmehr bereits deutliche Merkmale einer beginnenden Rückbildung aufgetreten, indem die Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel sich hier und dort abgeschnürt hat. Dabei ist die Stelle des ursprünglichen Zusammenhanges noch leicht als eine von Epithelzellen ausgefüllte und über der abgeschnürten Zahnleiste auf der Oberfläche des Kiefers hinziehende Furche erkennbar, welche jedenfalls mit der von Kollmann[1] beschriebenen »Zahnfurche« identisch ist, für die weitere Zahnbildung aber ohne Bedeutung bleibt, da sie später vollständig wieder verschwindet.

Die Anlage des unteren Pd_3 zeigt das knospenförmige Stadium in voller Ausbildung, während diejenige von Pd_2 die Kappenform erreicht hat, nachdem sich auch hier, genau wie dies beim vorigen Stadium (p. 570) für die Anlage des unteren und des oberen Pd_1 hervorgehoben worden ist, eine einzige einfache Papille des Bindegewebes eingestülpt hat. — Die Anlage von Pd_1 hat sich nahezu bis zur vollständigen Glockenform entwickelt und weist bereits eine centrale, in dorsoventraler Richtung verlaufende Furche an der Oberfläche der Papille auf, welche durch sekundäres Auswachsen der letzteren entstanden ist und den ersten Anfang zur Bildung der späteren Marke darstellt.

---

[1] Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX.

In der Schneidezahnregion des Oberkiefers ist nach wie vor nur die Zahnleiste vorhanden, deren Übergang in ihren dorsalen, die Anlagen der drei Milchbackenzähne tragenden Abschnitt man auch im vorliegenden Stadium direkt verfolgen kann. Dessgleichen findet man irgend welche rudimentäre obere Schneidezahnanlagen diesmal eben so wenig angedeutet; auch die Anlage des oberen *Cd* hat sich noch nicht über die Knospenform hinaus entwickelt, obgleich sie an Größe etwas zugenommen hat. — Im Bereich des gleichfalls nicht zur Ausbildung kommenden oberen Pd_4 sind an der Zahnleiste dieselben Rückbildungserscheinungen aufgetreten, wie sie für die korrespondirende Stelle des Unterkiefers bereits weiter oben beschrieben worden sind (p. 572). — Die Anlagen von Pd_{3-1} zeigen Betreffs ihrer Ausbildung die gleichen Verhältnisse, wie die entsprechenden des Unterkiefers, wesshalb eine nochmalige Schilderung unnöthig ist (p. 572). Wie schon oben erwähnt, ist der Zusammenhang der Zahnleiste mit dem Mundhöhlenepithel in der Region von Pd_4 sowohl im Unter- als auch im Oberkiefer stark gelockert; im Bereich der Pd_3 ist diese Rückbildung zwar auch schon vorhanden, ist aber noch geringer, und entsprechend den Pd_2 bez. Pd_1 hat sie, eben so wie im Vordertheil des Unterkiefers, überhaupt noch nicht begonnen.

Hinter der Anlage des oberen, dessgleichen hinter der des unteren Pd_1 läuft die Zahnleiste noch eine kleine Strecke, Anfangs in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel, dann ohne eine solche frei im Bindegewebe des betreffenden Kiefers hinziehend, in dorsaler Richtung weiter, ist also gegenüber dem jüngeren Stadium nach hinten, und zwar ohne Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel weitergewachsen.

Die Lippenfurchenleiste hat sich weder im Ober- noch im Unterkiefer gegen die auf p. 570 gegebene Beschreibung verändert.

Der folgende zur Untersuchung gelangte Embryo hatte eine Länge von 12,5 cm. Der Meckel'sche Knorpel besteht in diesem Stadium noch unverändert in voller Ausdehnung, zeigt aber in der Region der Backenzahnanlagen die beginnende Verschmelzung mit der knöchernen Anlage des Unterkiefers, welche bis in die Gegend des Id_2 vorgeschritten ist; eben so ist diejenige des Zwischenkiefers deutlich ausgebildet.

Die Zahnleiste des Unterkiefers steht in der Medianlinie zwar noch mit ihrer rechten und linken Hälfte in Zusammenhang, tritt aber im Vergleich zu den beiden früheren Stadien gegenüber der Lippenfurchenleiste an dieser Stelle bedeutend an Größe zurück, wodurch der Anschein erweckt werden kann, als gehe sie von der letzteren ab, während doch weiter oben gerade das entgegengesetzte Verhalten festgestellt worden ist. Pouchet et Chabry[1] vertreten thatsächlich eine solche irrige Anschauung und beschreiben die Zahnleiste als von der Lippenfurchenleiste ihren Ursprung nehmend. Es erklärt sich dieses verschiedene Verhalten aus der in Folge des allgemeinen Wachsthums des Körpers eingetretenen Vergrößerung der Lippenfurchenleiste und aus einer gleichzeitig erfolgenden partiellen Rückbildung der Zahnleiste. Es wird hiervon nämlich nur derjenige Theil betroffen, welcher den Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt, wie dies schon früher in ganz ähnlicher Weise für die Region von Pd_4 angegeben worden ist. In der der Medianlinie zu gelegenen Partie der Zahnleiste ist die Lösung des Zusammenhanges schon weiter fortgeschritten, als in dem von jener mehr entfernten Abschnitt. Die Abschnürung der Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel geht also auch im Bereich von Id_{1-3} und Cd in der Richtung von vorn nach hinten vor sich, genau wie ich dies bereits im vorigen Stadium für die Region der oberen und unteren Pd beschrieben habe. Der tiefste Theil der Zahnleiste besteht dagegen unverändert in voller Ausdehnung auch zwischen den Schneide- und Eckzahnanlagen als kontinuirlicher Epithelstrang weiter. Durch fortgesetztes Wachsthum in medialer Richtung wird dieselbe später zur Ersatzleiste.

Hinter der Anlage von Cd, also entsprechend dem fehlenden Pd_4 hat die Rückbildung des abgeschnürten Theiles der Zahnleiste weiter zugenommen, so dass der Rest derselben nur bei Verfolg der Serie als ein in den verschiedenen Partien der Lücke formell etwas wechselndes, sehr kleines Epithelgebilde erkennbar ist (Fig. 4 *u.Zl*), welches sich durch seine stärkere Färbung von dem umgebenden Bindegewebe abhebt. Auf diese intensivere Aufnahme des Farbstoffes von Seiten solcher isolirter Epithelmassen hat bereits Freund[2] hingewiesen, und dasselbe Verhalten ist mir auch an anderen Stellen der Zahnleiste begegnet.

Im Bereiche von Pd_3 hat die hier schon im vorigen Stadium begonnene Durchlöcherung des oberen, nach der Mundhöhle zu gelegenen Theiles der Zahnleiste weitere Fortschritte gemacht. Je mehr dorsalwärts aber, um so weniger ist der Zusammenhang gelöst, und entsprechend der Anlage von Pd_2 bez. Pd_1 erscheint derselbe auch jetzt noch völlig intakt. Die Abschnürung der Zahnleiste ist also zuerst in der Region des Pd_4 vollendet und schreitet von hier aus in dorsaler Richtung weiter. Etwas später beginnt, ebenfalls in dorsaler Richtung sich fortsetzend, die Abschnürung der Zahnleiste im Bereich der unteren Vorderzähne.

---

[1] Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiologie. XX.

[2] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Zahnanlagen bei Nagethieren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIII.

Im Oberkiefer geht dieselbe in der Backenzahngegend in der gleichen Weise vor sich, wie an der korrespondirenden Stelle des Unterkiefers. Anders verhält es sich dagegen in dem den fehlenden oberen *I* und *C* entsprechenden Theile. Daselbst ist nach wie vor nur eine einzige Epitheleinsenkung, die Zahnleiste, zu bemerken, an der auch in diesem Stadium keine rudimentären Schneidezahnanlagen nachzuweisen sind. Indessen ist in so fern eine Differenzirung eingetreten, als man jetzt zwei verschiedene Abschnitte an der Zahnleiste unterscheiden kann, einen weniger mächtigen tiefen und einen bedeutend stärker entwickelten oberflächlichen, welcher die breite Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt. Diese Sonderung kommt, je weiter dorsalwärts, um so deutlicher zum Ausdruck und führt direkt hinter der Mündung des Jacobson'schen Organs in den Stenson'schen Kanal zu einer völligen Trennung der beiden Portionen der Zahnleiste (Fig. 2—4 *ao.Zl*). Die unmittelbar hinter dieser Stelle liegende Anlage des *Cd*, welche sich bedeutend weiter entwickelt hat und eine deutliche Papille zeigt, ist gleichfalls gänzlich abgeschnürt (Fig. 4 *P*). Auch die sämmtlichen übrigen Zahnanlagen sind nicht unbeträchtlich in ihrer Entwicklung fortgeschritten. Von den unteren vier Vorderzähnen haben alle — der Id_1 und der Id_2 in höherem Grade als der Id_3 und der *Cd* — die Glockenform erreicht, nachdem sich bei jedem derselben je eine einzige einfache Papille eingestülpt hat. Diese Anlagen zeichnen sich ferner durch eine sehr schräge, nach außen geneigte Lage aus, ein Umstand, welcher jedenfalls mit der späteren nicht vertikalen, sondern mehr horizontalen Stellung derselben zusammenhängt.

In Folge ihrer Größenzunahme erscheinen sämmtliche Zahnanlagen auf Schnitten, welche durch das ventrale oder dorsale Ende derselben gelegt sind, ohne Verbindung mit der Zahnleiste, während in dem centralen Theile der Zusammenhang noch vollständig erhalten ist. Es darf dieses Verhalten keineswegs als der schon begonnene Abschnürungsprocess der Zahnanlagen von der Zahnleiste gedeutet werden. Derselbe tritt vielmehr erst später auf, und es erklären sich jene Bilder lediglich aus der aktiven Vergrößerung der betreffenden Zahnanlagen, während andererseits die Fläche, mit welcher sie von Anfang an mit der Zahnleiste in Verbindung stehen, an Größe nicht zugenommen hat, also nur relativ kleiner geworden ist.

Die Anlage des unteren Pd_3 ist von allen Milchbackenzahnanlagen diejenige, welche verhältnismäßig noch auf der niedrigsten Ausbildungsstufe steht, da sie das glockenförmige Stadium erst im Anfang zeigt, und da die Ersatzleiste, eben so wie bei Id_{1-3} und Cd, auch hier vollständig fehlt. Der Pd_3 des Oberkiefers ist weiter entwickelt und hat die Glockenform definitiv erreicht. Die Ersatzleiste ist aber auch hier noch nicht mit aller Sicherheit zu erkennen, da an der palatinalen Seite nur eine sehr schwache Ausbuchtung wahrgenommen werden kann, welche durch Fortwachsen der Zahnleiste in medialer Richtung entstanden ist. Die beiden letzten Milchbackenzähne sind sowohl im Unter- wie im Oberkiefer bedeutend weiter entwickelt als Pd_3. An der Anlage des unteren Pd_2 hat sich die spätere Marke durch ein ferneres sekundäres Auswachsen der Anfangs einfachen Papille weiter vertieft, und im dorsalen Theile ist die Ersatzleiste deutlich sichtbar geworden. Der gleiche Zahn des Oberkiefers ist dagegen schon mehr ausgebildet und zeigt denselben Entwicklungszustand wie der obere und der untere Pd_1, welche in Bezug auf die Papille resp. die Marke ziemlich die definitive Form erreicht haben. Außerdem zeigt die erstere an ihren höchsten Spitzen die erste Schicht unverkalkten Dentins.

Die Ausbildung der Ersatzleiste ist an allen drei Anlagen (oberer und unterer Pd_1 und oberer Pd_2) bedeutend weiter vorgeschritten als an derjenigen des unteren Pd_2, sowie vor Allem des oberen wie des unteren Pd_3. Es macht sich demnach für die Entwicklung der Ersatzleiste dasselbe Prinzip geltend, wie für die Reihenfolge in der Anlage der drei Milchbackenzähne; auch die Entwicklung der Ersatzleiste im Bereiche der späteren bleibenden Prämolaren schreitet von hinten nach vorn weiter.

An dieser Stelle möchte ich, eben so wie es bereits Leche[1] gethan hat, nochmals darauf hinweisen, dass dieser in lingualer Richtung fortgewachsene Theil der Zahnleiste noch keineswegs der Anlage des bleibenden Zahnes selbst entspricht, sondern zu diesem nur in demselben Verhältnis steht, wie die einfache Zahnleiste zu den Milchzähnen, also die Matrix darstellt, von welcher der Ersatzzahn erst sekundär seinen Ursprung nimmt, nicht schon diesen selbst. Hieran anschließend hebe ich Röse[2] gegenüber hervor, dass dieses aktive Weiterwachsen der Zahnleiste in medialer Richtung, i. e. die Bildung der Ersatzleiste völlig unabhängig von der Abschnürung der Zahnanlagen von der Zahnleiste vor sich geht, denn jenes ist, wie gesagt, ein aktiver Process, dieses dagegen ein passiver, welcher von dem Bindegewebe des umgebenden Zahnsäckchens herbeigeführt wird.

---

[1] Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIX.

[2] Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

Hinter der Anlage des Pd_1 findet sich sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer die auf dem knospenförmigen Stadium stehende Anlage von M_3. Entsprechend dem vorderen ventralen Theile derselben zeigt die Zahnleiste noch den ursprünglichen breiten Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel, während sie entsprechend dem hinteren, dorsalen Theile der genannten Anlage frei im Bindegewebe liegt. Auf die gleiche Art setzt sie sich auch noch ein Stück hinter derselben nach rückwärts fort, und es geht demnach die Bildung der beiden letzten Molaren wahrscheinlich in derselben Weise vor sich, wie die von M_3, d. h. die Zahnleiste wächst noch weiter in dorsaler Richtung fort, und es entstehen an ihr nach einander die Anlagen von M_2 und M_1. Obgleich es mir nun leider in Folge Mangels an geeignetem älteren Material nicht möglich war, diese Vorgänge direkt nachzuweisen, so steht doch dem hier vermuthungsweise ausgesprochenen Entwicklungsmodus dieser beiden Zähne mit Rücksicht auf die ganz gleiche Entstehungsweise des vordersten Molaren, nichts entegen, zumal auch da Röse dasselbe Verhalten beim Menschen thatsächlich festgestellt hat.

Die Lippenfurchenleiste ist noch in der gleichen Ausdehnung vorhanden, wie in den früheren Stadien und hat im Bereiche der oberen und der unteren Backenzähne durch Verlust ihrer oberflächlichen Zelllagen zur Bildung der Lippen-Wangenfurche geführt.

Das letzte Stadium, von welchem vollständige Schnittserien hergestellt wurden, war ein Fötus von 20 bez. 22 cm Länge, und zwar wurde von ersterem der Unterkiefer, von letzterem der Oberkiefer untersucht.

Die knöcherne Anlage des Unterkiefers, dessen Verhältnisse ich zunächst schildern werde, reicht in diesem schon ziemlich weit fortgeschrittenen Stadium bis circa zur Mitte der Anlage des Id_1 nach vorn, während in der Medianlinie selbst und in der unmittelbaren Nähe derselben sich nur der Meckel'sche Knorpel allein, ohne umgebende Knochenbälkchen findet. Es entspricht dies vollständig dem Zustand, wie er sich im ausgebildeten Thiere auch im extra-uterinen Leben forterhält, da nach den Angaben Giebel's[1] bei »den Wiederkäuern, mit alleiniger Ausnahme der Tylopoden, die Verbindung in der Kinnsymphyse zeitlebens eine weiche bleibt«, ein Verhalten, das absolut unmöglich wäre, wenn schon im Embryonalleben Verknöcherungen an dieser Stelle eintreten würden. — Je weiter nach hinten, desto mehr erscheint der Meckel'sche Knorpel von Knochenbälkchen umgeben, von denen sich dorsalwärts von der Lücke zwischen *Cd* und Pd_3 einzelne auch bereits auf der lingualen Seite zeigen.

---

[1] Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 5. Abth. Lief. 6 bis 14.

Vorn in der Mittellinie steht die untere Zahnleiste mit ihrer rechten und linken Hälfte nur noch in undeutlichem Zusammenhang und ist außerdem von dem Mundhöhlenepithel vollständig abgeschnürt, so dass sie in Folge dessen allseitig von Bindegewebe umgeben erscheint. Die Anlage von Id_1, welche annähernd ihre definitive Form erreicht, hängt mit der Zahnleiste nur noch schwach mittels einzelner sog. »Verbindungsbrücken«[1] zusammen und zeigt an der Spitze ihrer Papille die erste Schicht unverkalkten Dentins. Die Anlage des Ersatzzahns I_1 hat sich bis zum knospenförmigen Stadium entwickelt und stellt die zuerst auftretende aller Ersatzzahnanlagen überhaupt dar. Denselben Verhältnissen sowohl in Bezug auf die Ausbildung des Milch- als auch des bleibenden Zahns begegnet man am zweiten Schneidezahn. Die Anlage des Id_3 dagegen — und in noch höherem Grade die des *Cd* — hängt noch stärker mit der Zahnleiste zusammen und besitzt an der Spitze ihrer Papille auch noch keinen Dentinüberzug, eben so wenig wie sich der *I* — und der *C* — an der Ersatzleiste differenzirt hat. Man erkennt somit aus den vorliegenden Thatsachen aufs Neue, dass die Entwicklung und Ausbildung der vier Vorderzähne des Unterkiefers, eben so wie die der entsprechenden Ersatzzähne von vorn nach hinten vor sich geht, dass sich also zuerst der Id_1 bez. I_1, zuletzt der *Cd* bez. *C* anlegt.

An dieser Stelle sei noch hervorgehoben, dass die Anlagen der vier Vorderzähne im vorliegenden Stadium sich durch eine sehr gedrängte, annähernd koulissenartige Stellung auszeichnen, indem die Anlage des Id_2 mit ihrem vorderen Theil labialwärts von dem dorsalen Ende derjenigen des Id_1 zu liegen kommt, ein Verhalten, welches sich auch bei den übrigen Vorderzähnen in der entsprechenden Weise wiederholt, so dass man auf einem durch eine solche Stelle gelegten Schnitt stets zwei Schneidezahnanlagen bemerkt. Es weist dies auf ein ungleichmäßiges Wachsthum der Anlagen der vier Vorderzähne einerseits und des Unterkiefers andererseits hin, was wohl in dem Sinne zu deuten ist, dass die geringere Ausbildung den Unterkiefer betrifft. Hiermit in Übereinstimmung stehen die vielfachen Angaben z. B. auch Schlosser's[2], nach welchen die Säugethiere im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung eine deutliche Verkürzung der Kiefer erfahren haben. Die normale Stellung der Vorderzähne im ausgebildeten Thiere nach vollendetem Durchbruch wird jedenfalls einestheils durch Zuhilfenahme des vorderen Theiles der Lücke zwischen *Cd* und Pd_3 ermöglicht; anderentheils kommt hierbei noch die starke Neigung dieser Zähne nach vorn in Betracht, wodurch der breiten Krone derselben mehr Raum geboten wird als bei einer senkrechten Stellung.

---

[1] Röse, Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[2] Über die Deutung des Milchgebisses der Säugethiere. Biol. Centralbl. Bd. X.

Direkt hinter der Anlage von *Cd* kann die Zahnleiste im vorliegenden Stadium kaum nachgewiesen werden, während sie im hinteren Theil der Lücke, also vor Pd_3 noch etwas deutlicher in Form eines vollständig von Bindegewebe umgebenen Epithelstreifens wahrnehmbar ist.

In dieser Region treten jetzt auch die Anfänge der bei den Wiederkäuern daselbst allgemein vorhandenen und den epidermoidalen Skelettbildungen zuzurechnenden sog. Hornzapfen auf.

Die Anlage des Pd_3, deren Zusammenhang mit der Zahnleiste bis jetzt nur eine geringe Rückbildung erfahren hat, ist gegen das vorige Stadium nur unbedeutend weiter entwickelt. Das Gleiche gilt von der entsprechenden Partie der Ersatzleiste, welche erst im hinteren Theile der Anlage deutlich sichtbar wird. Dagegen erscheint sie weiter dorsalwärts in ganzer Ausdehnung entwickelt, ist aber noch ohne die differenzirte Anlage eines der Ersatzzähne von Pd_2 bez. Pd_1. Diese letzteren haben ihre definitive Form vollständig erreicht und sind — Pd_2 ziemlich, Pd_1 gänzlich — von der Zahnleiste losgelöst. Die Abschnürung der Anlagen der Milchbackenzähne geht demnach progressiv von hinten nach vorn vor sich. Hinter Pd_1 steht die Zahnleiste noch ein kurzes Stück mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung — die einzige Stelle in der Backenzahnregion, wo sich dieselbe bis in dieses Stadium erhalten hat —, und es folgt dann an ihrem hinteren, frei im Bindegewebe liegenden Theile die Anlage von M_3, welche die Glockenform erreicht hat, nachdem auch hier, wie schon früher bei allen anderen Zahnanlagen, eine einzige einfache Papille entstanden ist. An der lingualen Seite dieser Anlage lässt sich eine leichte Ausbuchtung erkennen, welche jedenfalls die in Bildung begriffene, allerdings nie in Funktion tretende Ersatzleiste darstellt (Fig. 5 *El*).

Zu dieser Annahme sehe ich mich besonders durch die LECHE'schen Befunde[1] berechtigt, welche in einer Anzahl Fälle lingualwärts von

---

[1] Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIX.

Zähnen, die normalerweise keinen Nachfolger besitzen, die Anlagen von rudimentären Ersatzzähnen festgestellt haben. Ich werde auf dieses Verhalten weiter unten (p. 608) zurückkommen.

In dem Zustande des vorderen Theiles der oberen Zahnleiste des 22,0 cm langen Fötus ist gegen früher in so fern eine Veränderung eingetreten, als die Abschnürung des tiefsten Theiles der Zahnleiste noch beträchtlich über die Anlage des *Cd* in der Richtung nach vorn weiter geschritten ist. Schon p. 575 habe ich erwähnt, dass im Bereich der fehlenden oberen Schneidezähne an der Zahnleiste eine nach hinten zu immer deutlicher werdende Scheidung derselben in zwei über einander liegende Partien, eine weniger mächtigere tiefere (d. i. obere) und eine breitere untere, welche die Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt, eintritt, und dass dieselbe eine Strecke hinter der vorderen Mündung des Jacobson'schen Organs zur Abschnürung der rudimentären Anlage des oberen *Cd* führe. Im vorliegenden Stadium hat sich also die Abschnürung jenes tiefen Theiles der Zahnleiste auch auf die Region des oberen Id_3 ausgedehnt, ohne dass es dabei jedoch zu einer knospenförmigen Verdickung an dieser Stelle und somit zu einer direkten Anlage des genannten Zahnes gekommen ist. Der abgeschnürte Theil ist vielmehr sehr unscheinbar und nur bei starker Vergrößerung deutlich zu erkennen, da die Hauptmasse der Zahnleiste nach wie vor für die Bildung der Lippenfurche bestehen bleibt (Fig. 9). Die Anlage von *Cd* liegt allseitig von Bindegewebe umgeben, ziemlich weit vom Mundhöhlenepithel entfernt und lässt, wenn auch schon stark reducirt, doch noch annähernd ihre frühere Form erkennen.

In der Gegend von Pd_4 ist die Zahnleiste ebenfalls noch vorhanden, und zwar stellt sie einen tief im Bindegewebe liegenden, mit schwacher Vergrößerung kaum sichtbaren Strang von Epithelzellen dar, welcher in seinem Aussehen sich ganz ähnlich verhält, wie der abgeschnürte Theil der Zahnleiste im Bereich von Id_3, und der allmählich an Größe zunehmend kontinuirlich in den hinteren, in der Region des Pd_{3-1} gelegenen Abschnitt der Zahnleiste sich fortsetzt. Hier steht dieselbe nur noch dorsalwärts von der Anlage des Pd_1 auf einer kurzen Strecke mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, weist also dasselbe Verhalten auf, wie die entsprechende Partie der unteren Zahnleiste. Die Milchbackenzahnanlagen des Oberkiefers zeigen jetzt sämmtlich die definitive Form und sind, mit Ausnahme von Pd_3, welcher noch durch einige Verbindungsbrücken mit der Zahnleiste in Zusammenhang steht und im Gegensatz zu Pd_2 und Pd_1, welche beide bereits eine ziemlich mächtige Schicht von verkalktem Dentin aufweisen, erst eine dünne Lage unverkalkten Dentins besitzt, vollständig von jener abgeschnürt. Die Anlagen der drei Ersatzzähne P_{1-3} befinden sich auf dem knospenförmigen Stadium, welches bei P_1 am deutlichsten ausgeprägt ist, während P_2 und P_3 noch nicht ganz so weit entwickelt sind. Es zeigt sich somit für die Ausbildung der Anlagen der bleibenden Prämolaren derselbe Modus, wie für die der drei Milchbackenzähne, indem die Entwicklung der ersteren ebenfalls progressiv von hinten (P_1) nach vorn (P_3) weiterschreitet. Die Anlage von M_1 steht auf dem kappenförmigen Stadium, ist also noch nicht ganz so weit entwickelt, wie der entsprechende Zahn des Unterkiefers, und es ist demgemäß auch keine Andeutung einer rudimentären Ersatzleiste vorhanden.

Im Anschluss an diese Schilderung möchte ich noch etwas näher auf das Verhalten der Zahn- resp. Lippenfurchenleiste an den später zahnlosen Stellen der Wiederkäuer, besonders in der Gegend der fehlenden oberen Vorderzähne eingehen.

Wie aus den oben angeführten Thatsachen hervorgeht, findet sich daselbst nur eine einzige Epitheleinsenkung, von welcher weiter dorsalwärts die Anlagen der drei Milchbackenzähne ihren Ursprung nehmen, und die desshalb auch im vorderen Theile als Zahnleiste anzusehen ist. Zu einer Abschnürung kommt es nur bei Id_3 und vor Allem bei Cd, sowie Pd_4, während eine solche weiter nach der Medianlinie nirgends und zu keinem Zeitpunkt der Embryonalentwicklung nachweisbar ist. Eben so wenig differenzirt sich für irgend einen der Id_{1-3} eine specielle Anlage. Eine solche findet sich vielmehr nur für Cd. Die Lippenfurchenleiste fehlt vorn vollständig und erscheint erst direkt vor der letztgenannten Anlage. Sie ist hier nur äußerst schwach ausgebildet, so dass sie vollständig funktionslos bleibt und in ihrem vorderen Theil nur durch Verfolg der Serie in ihrer wahren Natur erkannt bez. von einer bedeutungslosen Epitheleinsenkung unterschieden werden kann. Die Trennung zwischen Oberlippe und Kiefer wird in Folge dessen daselbst ausschließlich durch die Zahnleiste bewirkt, welche mit dem Aufgeben ihrer specifischen Funktion als Matrix für die Zähne diejenige der in dieser Region gar nicht (bei Id_{1-3}) oder nur unvollkommen (bei Cd und Pd_4) ausgebildeten Lippenfurchenleiste übernimmt. Man begegnet hier also einer innigen Wechselbeziehung zwischen Zahn- und Lippenbildung und findet, dass die volle Ausbildung von zwei Epithelleisten, einer Zahn- und einer Lippenfurchenleiste, nur dann erfolgt, wenn es zur definitiven Entwicklung der Zahnanlagen kommt, wie dies für die Region der oberen und unteren Backenzähne sowie der vier unteren Vorderzähne gilt. Da die Zahnleiste in diesem Falle in der Ausbildung der Zähne gleichsam aufgeht, so ist die Differenzirung einer zweiten Leiste, der Lippenfurchenleiste, nöthig, um die schon durch die primitive Zahnleiste sehr früh herbeigeführte Trennung zwischen Lippe und Kiefer auch fernerhin aufrecht zu erhalten. Denn es ist stets zu berücksichtigen, dass diese Trennung eintritt, sobald sich nur eine einfache kontinuirliche Epithelleiste in die ursprünglich ein einheitliches Gebilde darstellende Kieferlippenanlage eingesenkt hat, dass somit die Lippenbildung nicht erst, wie Röse (l. c.) angiebt, dann erfolgt, wenn sich »die Zahnleiste in zwei Divertikel gespalten hat«. Man kann in Bezug hierauf nur sagen, dass die Trennung zwischen Kiefer und Lippe, wenn es zur vollständigen Ausbildung von Zähnen kommt, durch jene Spaltung der einfachen Zahnleiste in »zwei Divertikel« auch fernerhin aufrecht erhalten wird.

Die größten Reduktionen an der Zahnleiste der Wiederkäuer finden sich, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, im Bereich der oberen Id_1 und Id_2, während sie bei Id_3 und Cd, dessgleichen bei Pd_4 nicht so bedeutend sind; die Reduktion nimmt also bei den oberen Vorderzähnen von der Medianlinie aus in dorsaler Richtung ab, und man begegnet demselben Verhalten daselbst auch an der Lippenfurchenleiste, indem an dieser die Reduktion in analoger Weise sich nach hinten zu verringert. Es ergiebt sich daraus, dass die Rückbildung der Lippenfurchenleiste proportional geht der Rückbildung der Zähne an den betreffenden Stellen.

Vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet ist die erste einfache Epitheleinsenkung, obgleich sie schon eine Trennung zwischen Kiefer und Lippe bewirkt, doch als Zahnleiste anzusehen, wie dies aus der Vergleichung der Verhältnisse der Gegend der oberen Vorderzähne der Wiederkäuer mit denen der Backenzahnregion derselben hervorgeht. Zu derselben Deutung der primitiven einfachen Leiste als Zahnleiste ist auch Röse (l. c.) beim Menschen vor der Bildung der hier entsprechend der lückenlosen Bezahnung natürlich in der ganzen Ausdehnung der Kiefer vorhandenen Lippenfurchenleiste gelangt. Dass eine Trennung zwischen Kiefer und Lippe schon durch die einfache Zahnleiste vor deren »Spaltung in zwei Divertikel« erfolgt, lässt auch Röse's Fig. 1 (l. c.) deutlich erkennen; trotzdem giebt aber Röse sonderbarerweise an, dass die Lippenbildung erst nach der Differenzirung beider Leisten einträte.

Zur Ergänzung führe ich nun die früheren über diesen Gegenstand angestellten Untersuchungen an, von denen ich jedoch die meisten nur kurz erwähnen werde.

Pietkiewicz[1] behauptet bei Schafs- und bei Rindsembryonen von den jüngsten Stadien bis zu solchen von 30 cm Länge im Zwischenkiefer eine Epithelleiste nicht gefunden zu haben und giebt als weitere Begründung an, dass die Epithelanhäufung im Umkreis der Stenson'schen Kanäle von Goodsir, durch dessen Angabe (Edinb. Medic. and Surgeons Journal 1838), dass sich bei Wiederkäuern rudimentäre obere Schneide- und Eckzahnanlagen fänden, er zu dieser Untersuchung veranlasst worden sei, wahrscheinlich für die Anlagen der oberen *Id*, *Cd* und Pd_4 gehalten worden sei, ein Irrthum, den Goodsir indessen wohl kaum begangen haben dürfte.

Legros et Magitot[2] führen in ihrer Abhandlung lediglich die Befunde von Pietkiewicz an.

Zu einem weniger negativen Resultate ist Piana[3] gelangt, welcher die Zahnleiste im Bereich der oberen Pd_4 und *Cd* aufgefunden und für den letzteren ein knospenförmiges Stadium beschrieben hat. In Bezug auf die Region der oberen Schneidezähne hat er jedoch dieselbe irrige Ansicht wie Pietkiewicz, indem er ebenfalls anführt, dass die Zahnleiste über die Mündung der Stenson'schen Kanäle nicht nach vorn reiche.

Schwink[4] hat verschiedene Wiederkäuer untersucht, die von einander nur unerheblich abweichen. Bei allen hat er die Zahnleiste weiter nach vorn verfolgt, als Pietkiewicz und Piana, und was speciell das Schaf anbetrifft, so hat er bei diesem den Zusammenhang der oberen Zahnleiste in der Medianlinie und das vollständige Fehlen von rudimentären Schneidezahnanlagen festgestellt.

Auch Taeker[5] erwähnt in seiner Abhandlung kurz, dass er in Bezug auf »Anlagen für transitorische obere Incisiven bei allen von ihm untersuchten Wiederkäuern ein negatives Resultat gehabt habe«.

Sowohl Piana als auch Schwink betrachten die hier in Frage stehende Epitheleinsenkung ganz richtig als Zahnleiste, ohne jedoch auf deren Bedeutung für die Lippenbildung, auf ihr Verhalten zur

---

[1] De la valeur de certains arguments du transformisme empruntés à l'évolution des follicules dentaires chez les Ruminants. Comptes rendus. LXXXIV.

[2] Origine et formation du follicule dentaire chez les mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. IX.

[3] Osservazioni intorno all' esistenza di rudimenti di denti canini ed incisivi superiori negli embrioni bovini ed ovini. Memorie dell' Academia delle Scienza dell' Instituto di Bologna. Serie III, Tomo IX.

[4] Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.

[5] Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten. Dorpater Dissertation. 1892.

Lippenfurchenleiste und auf diese letztere selbst irgendwie einzugehen. Pouchet et Chabry[1] und Mayo[2] haben nun zwar die Bildung der Lippenfurche mit in Betracht gezogen, sind aber in dieser Richtung zu weit gegangen, indem alle drei Autoren die wahre Natur der Zahnleiste im Bereich der oberen Vorderzähne nicht richtig erkannt haben.

So geben Pouchet et Chabry an, dass die in der Backenzahnregion bei Wiederkäuern vorhandene, von v. Kölliker[3] als »Kieferwall« bezeichnete Epithelanhäufung, die »mur saillant« der französischen Autoren, in der Gegend der oberen Schneidezähne keine äußere Erhebung mehr bilde, sondern in die Tiefe des Bindegewebes eingesenkt sei. Sie nennen dieselbe daher an dieser Stelle »mur plongeant« und schildern weiterhin zwar die äußeren Verhältnisse ganz richtig, fassen dieselben aber falsch auf und deuten die daselbst vorhandene Epitheleinsenkung nicht als Zahnleiste, sondern identificiren sie mit der »mur saillant«. In Folge dessen behaupten nun Pouchet et Chabry, dass die Zahnleiste in derjenigen Partie, welche direkt über dem unteren Id_2 sich befinde, mit der »mur plongeant« verschmelze und somit weiter nach vorn fehle.

Mayo hat die betreffenden Verhältnisse genauer beschrieben, und ich gehe desshalb etwas näher auf seine Angaben ein. Da Mayo die Zahnleiste für die Lippenfurchenleiste (plunging wall) hält, so kommt er zu dem irrigen Resultat, dass jene über dem unteren Id_1 nicht scharf von der letzteren differenzirt sei und führt weiter an, dass eine solche Differenzirung erst entsprechend dem dorsalen Ende dieser Anlage deutlich werde, dadurch, dass das Epithel daselbst tiefer in das Bindegewebe einsinke, dass ferner die betreffende tiefe Partie mit der Lippenfurchenleiste einen Winkel von 45° bilde, und dass ihre Breite geringer sei als die der letzteren. Auf der dies darstellenden Fig. 3 betrachtet Mayo als »dental lamina« eine ganz bedeutungslose Veränderung des oberen, tiefen Randes der Zahnleiste, während er diese in ihrer Gesammtheit irrthümlicherweise als Lippenfurchenleiste ansieht. Bei einem älteren Stadium von 56 mm Länge soll die Zahnleiste nach den Angaben Mayo's in der ganzen Schneidezahnregion vorhanden, jedoch nur mit starker Vergrößerung als solche wahrnehmbar sein, da sie im vorderen Theil lediglich durch einen histologisch differenten

---

[1] Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XX.

[2] The superior incisors and canine teeth of sheep. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, Cambridge. XIII.

[3] Die Entwicklung des Zahnsäckchens der Wiederkäuer. Diese Zeitschr. Bd. XII.

Abschnitt der Epitheleinsenkung repräsentirt werde. Mayo stellt schließlich die Behauptung auf, dass die Lippenfurchenleiste der Stellvertreter der Zahnleiste sei, ein Satz, der umgekehrt das Richtige treffen würde, da die Zahnleiste, wie aus den oben angeführten Thatsachen hervorgegangen ist, in der ganzen Region der oberen Vorderzähne die Funktion der Lippenfurchenleiste ausübt. Die irrige Ansicht Mayo's beruht wahrscheinlich darauf, dass derselbe sich auf die Untersuchung der Schneidezahnpartie beschränkt hat, weil in diesem Falle die Annahme, dass die Zahnleiste daselbst die Lippenfurchenleiste darstelle, ganz erklärlich ist wegen der Ähnlichkeit dieses Theiles der oberen Zahnleiste mit der Lippenfurchenleiste des Unterkiefers an der korrespondirenden Stelle. In Bezug auf die an der oberen Zahnleiste auftretende Abschnürung ist Mayo dagegen zu einem mit dem meinigen übereinstimmenden Resultate gelangt; er hat überhaupt seinen Befunden, die ja vor Allem ebenfalls die Anwesenheit einer kontinuirlichen Epitheleinsenkung im ganzen Bereich der oberen Vorderzähne beweisen, im Allgemeinen nur eine unrichtige Deutung gegeben, und ich wiederhole desshalb nochmals, dass es die Zahnleiste ist, welche sich in jener Gegend voll entwickelt hat und als Lippenfurchenleiste funktionirt.

Am Schluss seiner Arbeit verwendet Mayo die gewonnenen Resultate auch noch kurz in phylogenetischer Beziehung, indem er angiebt, dass das Verschwinden der oberen Vorderzähne progressiv von Id_1 nach Cd fortgeschritten sei, eine Anschauung, der ich vollkommen beipflichte, und der ich eine gleiche Betrachtung über den ebenfalls fehlenden oberen und unteren Pd_4 anfügen möchte.

Aus dem wechselnden Grade der Reduktion, wie sie sich im Embryonalleben an den verschiedenen später zahnlosen Stellen an der Zahnleiste zeigt, kann man bei gleichzeitiger Berücksichtigung der paläontologischen Befunde einen Rückschluss daraufhin ziehen, in welcher Reihenfolge die betreffenden Zähne der Wiederkäuer im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gegangen sind.

Da die größte Reduktion sich im Bereich von Id_1 und Id_2 findet, so ist jedenfalls die Annahme gerechtfertigt, dass diese beiden Zähne die zuerst rudimentär gewordenen darstellen, an welche sich alsdann der Id_3 angeschlossen hat, bei welchem gegenüber der Region von Id_1 und Id_2 in so fern auch noch jetzt eine etwas höhere Ausbildung erreicht wird, als sich daselbst der tiefste Theil der Zahnleiste abschnürt. Noch weiter geht die Entwicklung an der Stelle des oberen und des unteren Pd_4, indem es hier sowohl zu einer Abschnürung an der Zahnleiste, als auch in frühen Embryonalstadien zur Bildung einer, wenngleich nicht sehr stark ausgebildeten Lippenfurchenleiste kommt. Relativ die größten Fortschritte macht die Zahnleiste endlich im Bereich des oberen *Cd*, für welchen oben ein kappenförmiges Stadium (s. p. 575) nachgewiesen worden ist. Auf Grund dieser embryologischen Befunde kann man vermuthungsweise annehmen, dass die Reduktion im Gebiss der Wiederkäuer bei dem oberen Id_1 begonnen und von da zunächst auf den oberen Id_2 und Id_3 übergegriffen hat, dass sie sich darauf auf den oberen und unteren Pd_4 fortgesetzt und zuletzt dann noch den oberen *Cd* betroffen hat.

Durch die embryologische Untersuchung allein erhält jedoch eine solche Ansicht keine genügende Stütze; sie darf vielmehr erst dann einen Anspruch auf Richtigkeit erheben, wenn sie, wie ich nochmals hervorhebe, mit den Thatsachen der Paläontologie übereinstimmt resp. durch dieselben in positivem Sinn ergänzt wird, wesshalb diese letzteren stets zum Vergleich heranzuziehen sind. In Bezug auf vorliegenden Gegenstand finden sich besonders in der Schlosser'schen Arbeit[1] eingehende paläontologische Angaben, und ich schließe mich aus diesem Grunde auch direkt an dieselben an.

Die gemeinsamen Vorfahren der Unpaarhufer und der Paarhufer, die Familie der Condylarthra, haben noch eine vollständige Bezahnung besessen, welche folgende Formel aufweist: $\frac{3}{3} I \frac{1}{1} C \frac{4}{4} P \frac{3}{3} M.$ Die Stämme der Ruminantier und der bald wieder aussterbenden Caenotheriidae beginnen alsdann mit der europäischen Gattung Dichobune, welche noch der obigen Formel entsprechend lückenlos bezahnt gewesen ist; es sind also sowohl der obere und der untere vorderste Prämolar P_4, als auch der obere *C* und die drei oberen *I* vorhanden gewesen. Der später auftretende Gelocus, welcher jedenfalls den ersten, echten Wiederkäuer Europas darstellt, differirt in Bezug auf die Bezahnung schon wesentlich von Dichobune, wie er auch im Übrigen, sowohl zeitlich als auch morphologisch, von diesem durch eine große Lücke getrennt ist. Da ich jedoch hier nur auf die Veränderungen in der Bezahnung, speciell in der Zahl der Zähne Rücksicht zu nehmen habe, so kann ich die von Schlosser zur Ausfüllung dieser Lücke herangezogenen amerikanischen Formen übergehen, weil dieselben betreffs des Gebisses noch völlig mit Dichobune übereingestimmt haben sollen, und weil ferner ihre systematische Stellung, wie Schlosser angiebt, überdies eine fragliche ist. Bei dem somit zunächst in Betracht kommenden Gelocus ist der untere vorderste Prämolar, P_4, ein ganz einfacher Stift geworden, während der obere P_4 bereits fehlt. Dessgleichen sind die drei oberen Schneidezähne nicht mehr vorhanden. Der obere C hat sich in eine lange dünne Klinge umgewandelt, und der untere C ist einem unteren I schon sehr ähnlich geworden. Es ist mithin diese Gattung in Rücksicht auf die Zahnzahl nur noch wenig von den recenten Ruminantiern verschieden. Bei dem jedenfalls als ein direkter Nachkomme des Gelocus zu betrachtenden Prodremotherium ist der untere P_4 vollständig verschwunden, und es unterscheidet sich dessen Zahnformel lediglich durch die Anwesenheit des oberen C von der der jetzt lebenden Wiederkäuer. Auf Prodremotherium lassen sich nun fast alle letzteren in fortlaufender Reihe zurückführen. Ich übergehe jedoch die hier vorhandenen Zwischenglieder, da mit dem bis hierher Angeführten die auf die Reduktion des Gebisses der Wiederkäuer sich beziehenden paläontologischen Thatsachen erschöpft sind. An der Hand derselben lässt sich nun feststellen, dass zuerst die oberen drei I und der obere P_4 rückgebildet worden sind. in welcher Reihenfolge ist indessen mit alleiniger Hilfe der Paläontologie nicht zu eruiren. Im Anschluss hieran sind alsdann der untere P_4 und der obere C verloren gegangen. Vergleicht man mit diesen positiven Ergebnissen das auf p. 586 Aufgeführte, so findet man zunächst die auf Grund der embryologischen Befunde ausgesprochene Vermuthung, dass der obere C erst später als der obere und untere P_4 und als die oberen I verschwunden ist, bestätigt. Man kann nun aber auch die in den paläontologischen Angaben vorhandene Lücke betreffs der Reduktion der drei oberen I in Folge der durch die embryologische Untersuchung im Bereiche dieser Zähne nachweisbaren und daselbst von I_1 nach I_3 an Stärke abnehmenden Rückbildungserscheinungen in der Entwicklung der Zahnleiste ergänzen und mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass dieselbe von I_1 nach I_3 fortgeschritten ist und alsdann erst den oberen P_4 ergriffen hat, so dass man aus paläontologischen und den unterstützenden embryologischen Befunden zusammen berechtigt sein dürfte, den Modus der während der phylogenetischen Entwicklung im Gebiss der Wiederkäuer stattgefundenen Reduktion dergestalt anzunehmen, dass nach einander der erste, zweite und dritte obere Schneidezahn, alsdann der vorderste obere Prämolar, hierauf der entsprechende Zahn des Unterkiefers und zuletzt der obere Eckzahn verloren gegangen sind. Der letztere hat sich sogar vielfach, z. B. bei den Tylopoden, den Traguliden, häufig auch bei den männlichen Hirschen noch bis auf den heutigen Tag erhalten.

---

[1] Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morphol. Jahrbuch. Bd. XII.

2. Über die Entwicklung des Kronencementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer und die derselben vorausgehenden histologischen Veränderungen der betreffenden Zahnanlagen.

Bei der vergleichend-anatomischen Betrachtung der Frage, auf welchen Abschnitt der Zahnanlagen der Säugethiere die Bezeichnung »Schmelzorgan« anzuwenden sei, ergiebt sich, dass dieselbe ausschließlich auf die der Papille direkt aufliegende Schicht hoher Cylinderzellen, welche die Produktion des Schmelzes besorgt, zu beschränken ist, da die übrigen Partien des epithelialen Theiles der Zahnanlagen bei den Säugethieren in gar keiner Beziehung zur Schmelzbildung stehen. Am einfachsten tritt uns dies bei der Entwicklung der Hautzähne der Selachier gemäß den Angaben Hertwig's[1] entgegen, da hier in Folge der fehlenden Einsenkung des Epithels die oberflächlichen Zelllagen desselben, das Stratum corneum, ganz unverändert bestehen bleiben. Das Gleiche gilt von den Cylinderzellen des Stratum mucosum, mit Ausnahme derjenigen, welche die hier sich frei über die Oberfläche erhebenden Papillen überziehen. An diesen Stellen nehmen die Cylinderzellen an Höhe zu und werden, indem sie alsdann, ohne Betheiligung irgend welcher anderer Epithelzellen, den Schmelz produciren, zum »Schmelzorgan«. Werden von diesem Gesichtspunkte aus die Verhältnisse der Säugethiere betrachtet, so zeigt sich, dass von der eingesenkten Epithelmasse nur die der Papille direkt aufliegenden hohen Cylinderzellen des Stratum mucosum dem Schmelzorgan der niederen Wirbelthiere identisch und als solches zu bezeichnen sind. Die jetzt fast allgemein übliche Ausdehnung dieses Begriffs auf den ganzen epithelialen Theil der Zahnanlagen der Säugethiere ist somit weder aus vergleichend-anatomischen Betrachtungen, noch aus funktionellen Gründen zu rechtfertigen, und es entspricht jedenfalls vielmehr den thatsächlichen Verhältnissen, wenn man die von Hertwig[2] zuerst eingeführte und auch in neuerer Zeit für den bei der Bildung der Wurzeln mitwirkenden Abschnitt des epithelialen Theiles der Zahnanlagen der Säugethiere gebrauchte Bezeichnung »Epithelscheide« auf letzteren in seiner ganzen Ausdehnung anwendet. Dadurch wird einestheils die histologische Stellung desselben richtig zum Ausdruck gebracht, anderentheils kann mit ihm als einem in histogenetischer Beziehung indifferenten

---

[1] Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII. N. F. 1.

[2] Über das Zahnsystem der Amphibien. Archiv für mikr. Anat. Bd. XI. Suppl.

Begriffe sowohl der bei der Schmelzbildung thätige Theil, das Schmelzorgan, als auch die bei dieser nicht mitwirkenden und das letztere nach außen gegen das Bindegewebe abgrenzenden epithelialen Partien zusammen mit dem bei der Wurzelbildung betheiligten Abschnitt umfasst werden. Ein dritter Grund endlich, in Folge dessen bereits v. Brunn[1] für die Ausdehnung der Bezeichnung »Epithelscheide« in der hier vertretenen Richtung plaidirt hat, ist der, dass, wie Verfasser meint, »die Schmelzbildung nicht die einzige Funktion der eingesenkten Epithelmasse ist, dass vielmehr diese in ihrer Totalität eine formbildende Rolle bei der Zahnentwicklung spielt«. Mit Rücksicht auf die soeben angeführten drei Gründe erscheint daher die Bezeichnung des gesammten epithelialen Theiles der Zahnanlagen der Säugethiere als Epithelscheide geboten und jedenfalls auch hinreichend gerechtfertigt, während dagegen der Ausdruck Schmelzorgan auf die thatsächlich Schmelz producirende, direkt über dem Kronentheil der Papille gelegene Partie der Epithelscheide zu beschränken ist.

Sobald sich die Papille zu bilden beginnt, tritt in den bis dahin knospenförmigen, nun die Kappen- und weiterhin die Glockenform annehmenden Epithelscheiden eine im Centrum beginnende und nach der Peripherie fortschreitende allmähliche Umwandlung der centralen Zellen des Stratum corneum ein, indem dieselben nach und nach eine sternförmige Gestalt annehmen. Es geschieht dies dadurch, dass die genannten Zellen eine als Intercellularsubstanz aufzufassende, sich nicht färbende Flüssigkeit ausscheiden oder durch direkte Umwandlung ihrer peripheren Protoplasmaschichten bilden. In Folge der Druckwirkungen der so entstandenen Flüssigkeit kommt es also zum Übergang dieser anfänglich runden Zellen des Stratum corneum in die Sternform. Hierbei folgen demnach für die betreffenden Zellen ein aktiver und ein passiver Vorgang auf einander. Jener besteht in der Bildung der Intercellularsubstanz, dieser in der durch die Druckwirkungen der letzteren bedingten Umformung.

Da nun bei der beginnenden Erhebung der Papille die Epithelscheide ihre definitive Größe noch nicht vollständig erreicht hat, so dauert die Neubildung von Zellen in derselben fort, und zwar wird sie jetzt hauptsächlich von den direkt über der Papille gelegenen Cylinderzellen, dem späteren Schmelzorgan, besorgt, während sich die äußeren, nicht in die Bekleidung der Papille mit eingehenden Zellen des Stratum mucosum allmählich abplatten. Dabei geht die Neubildung von runden

---

[1] Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX.

Zellen der Umwandlung derselben in die Sternform voran, und aus diesem Verhalten erklärt es sich, dass über dem Schmelzorgan stets eine mehrfache Lage rundlicher Zellen vorhanden ist, welche die jüngsten und in die Sternform noch nicht übergegangenen Elemente des Stratum corneum der Epithelscheide repräsentirt und sich fast während der ganzen Entwicklung der Krone erhält. Bevor das Schmelzorgan seine specifische Funktion, die Schmelzbildung, ausübt, ist ein allmählicher Übergang seiner cylindrischen in jene runden Zellen erkennbar. Später tritt aber eine scharfe Scheidung beider Schichten ein, da die Zellen des Schmelzorgans bei Beginn der Bildung des Schmelzes noch bedeutend an Höhe zunehmen. Auf der anderen Seite bleiben dagegen Übergangsformen von den runden zu den sternförmigen Zellen so lange erhalten, bis die letzteren der sich zuerst an ihnen bemerkbar machenden Rückbildung der Epithelscheide anheimfallen. Das Schmelzorgan ist demnach als die Matrix der runden und damit indirekt auch als die der sternförmigen Zellen aufzufassen, da die letzteren sich erst sekundär in der oben geschilderten Weise aus den ersteren bilden, also nur modificirte runde Zellen darstellen.

Die hier vertretene Anschauung stimmt am meisten mit derjenigen v. Kölliker's[1] überein, welcher diese Vorgänge in ganz ähnlicher Weise schildert, indem er angiebt, dass »die Lagen runder Zellen sich auf der einen Seite immer vermehren, auf der anderen stets zur Vergrößerung der Gallerte (= sternförmige Zellen) verwendet werden«. Dem gegenüber behauptet Waldeyer[2], dass die über dem Schmelzorgan gelegenen runden Zellen »die Matrix sowohl der Schmelzzellen als auch der Schmelzpulpa (= sternförmige Zellen) seien«. Derselben Ansicht ist Hertz[3], welcher ebenfalls glaubt, dass die runden Zellen »die Matrix für die Schmelzzellen und die Keimschicht für die sternförmigen Zellen seien«. Ferner nehmen bei der späteren Schmelzbildung Waldeyer sowohl als auch Hertz eine immer wiederkehrende und am peripheren Ende derselben erfolgende Vereinigung der Zellen des Schmelzorgans mit den über ihnen liegenden runden Zellen der Epithelscheide an. Ein solcher Vorgang ist allein schon desshalb ausgeschlossen, weil es bis jetzt in keinem Falle gelungen ist, wie es doch bei einer derartigen Verschmelzung von Zellen möglich sein müsste, zwei Kerne in den einzelnen Zellen des Schmelzorgans nachzuweisen, ein Umstand, den

---

[1] Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig.

[2] Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. I. Königsberger medic. Jahrbücher. Bd. IV.

[3] Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwicklung der Zähne. Virchow's Archiv Bd. XXXVII.

Waldeyer selbst zugiebt, trotzdessen aber auf seiner Anschauung stehen bleibt. Hertz geht in dieser Beziehung sogar noch weiter, indem er behauptet, dass auch die Sternzellen, von denen Waldeyer angiebt, dass sie »je weiter die Entwicklung des Schmelzes fortschreitet, um so mehr einschrumpfen«, sich indirekt an jenem Verwachsungsprocess betheiligen und »mit der weiter fortschreitenden Schmelzbildung zum Stratum intermedium (= den runden auf dem Schmelzorgan liegenden Zellen) werden, welche letztere sich dann ihrerseits nach Hertz's Meinung mit den Zellen des Schmelzorgans vereinigen. Ein derartiges Verhalten der Sternzellen ist wegen der weiter unten angeführten Gründe (p. 597) nicht anzunehmen, eben so wenig wie die Verschmelzung der runden Zellen mit den cylindrischen des Schmelzorgans, und Hertz giebt auch selbst zu, dass er für seine Behauptung »bei Zähnen allerdings keine direkten Beweise anführen könne«.

Was weiterhin die Frage nach den bei der Bildung des Schmelzes auftretenden Vorgängen betrifft, ob es sich um eine Abscheidung gemäß den Angaben v. Kölliker's, oder um eine direkte Umwandlung der Zellen des Schmelzorgans in die Schmelzprismen im Sinne Waldeyer's handelt, so kann man Gründe sowohl für die Sekretionstheorie, als auch für die direkte Umwandlungstheorie anführen. Für die letztere erscheint mir namentlich der Umstand von Bedeutung, dass ich mich nicht genügend von der Anwesenheit des von Hertz (l. c.), Kollmann[1], in neuester Zeit von v. Ebner[2] abgebildeten bez. beschriebenen und von Letzterem als »Cuticularsäume« bezeichneten membranartigen Abschlusses des centralen Endes der Zellen des Schmelzorgans habe überzeugen können. Man bemerkt zwar an der genannten Stelle eine Art Saum; derselbe verschwindet aber bei etwas veränderter Einstellung des Mikroskopes, so dass ich geneigt bin, denselben für ein optisches Phänomen zu halten, welches dadurch entstanden zu denken ist, dass die darunterliegende Schmelzzelle diesen Saum bei entsprechender Einstellung vortäuscht. Sollte dagegen, wie aus dem folgenden Grunde doch schließlich kaum bezweifelt werden darf, ein solcher membranartiger Abschluss der Schmelzzellen an ihrem centralen Ende thatsächlich vorhanden sein, so wäre unbedingt eine Abscheidung des Schmelzes anzunehmen, zumal in Rücksicht auf das sog. Schmelzoberhäutchen, da die Entstehung desselben bei einer direkten

---

[1] Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX. und: Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

[2] Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Handbuch der Zahnheilkunde.

Umwandlung der Zellen des Schmelzorgans in die Schmelzprismen schwer zu erklären ist, während es bei der Annahme einer Sekretion im Sinne v. Kölliker's[1], welcher den Schmelz als eine Art Cuticularbildung ansieht, als die letzte Schicht des abgeschiedenen Schmelzes zu betrachten sein würde, welche sich nach Art der Cuticularbildungen durch Vereinigung des Sekretes der einzelnen Zellen des Schmelzorgans in einen homogenen Überzug des strukturirten Schmelzes umgewandelt hat, dem es ja histogenetisch völlig gleichwerthig ist, und da die Waldeyer'sche Annahme, dass das Schmelzoberhäutchen sich aus den äußeren Zellen der Epithelscheiden bilde, schon von Kollmann[2] widerlegt worden ist. Nach alledem muss ich auf eine definitive Entscheidung über die Bildung des Schmelzes nach der einen oder anderen Richtung hin vorläufig noch verzichten.

Im Anschluss hieran dürfte ein Gebilde zu erwähnen sein, welches bei der Histogenese der Zahngewebe häufig beschrieben worden ist, die sog. »Membrana praeformativa«, ein Ausdruck, der, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, keine Berechtigung hat.

Zu demselben Zeitpunkt, in dem die Rückbildung der äußeren Zellen der Epithelscheide (p. 598) beginnt, erscheint die Papille, so weit die Differenzirung von Odontoblasten von der Spitze nach der Basis fortgeschritten ist, zunächst von einem nach unten zu sich verschmälernden, homogenen Saume überzogen, die oben genannte Membrana praeformativa. Dieselbe stellt jedoch nichts Anderes als die erste Schicht unverkalkten Dentins dar, und ihre Zugehörigkeit zur Papille tritt besonders an solchen Präparaten hervor, an denen die letztere in Folge der Behandlung etwas geschrumpft ist, wodurch sich jene homogene Schicht vom Schmelzorgan zurückgezogen hat, während sie mit der Papille bez. mit den Odontoblasten in unmittelbarem Zusammenhang geblieben ist. Ferner spricht für die Annahme, dass es sich thatsächlich um die erste Lage unverkalkten Dentins handelt, auch der Kontour der Grenzlinie derselben, mit welcher sie sich gegen das darüberliegende Schmelzorgan absetzt. Dieselbe zeigt nämlich die gleiche eigenthümliche, ausgebuchtete Gestalt, welche sich später im fertigen Zahn an der äußeren Oberfläche des Dentins wiederfindet (Fig. 8). Ein dritter Umstand endlich, welcher in der angedeuteten Richtung beweiskräftig ist, ist der, dass sich bei älteren Stadien, bei denen an den Spitzen der Papille das Zahnbein bereits in beträchtlicher

---

[1] Handbuch der Gewebelehre und: Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Würzburger Verhandlungen. Bd. VIII.

[2] Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

Dicke abgelagert und die Verkalkung desselben schon eingetreten ist, das verkalkte Dentin nach der Basis direkt in den homogenen Saum sich fortsetzt. Wegen ihrer Gleichwerthigkeit mit der ersten Schicht unverkalkten Dentins erscheint somit die Membrana praeformativa nicht als ein besonderes Gebilde, und es dürfte in Folge dessen auch die Beibehaltung einer speciellen Bezeichnung nicht am Platze sein, worauf ich, eben so wie es schon von Waldeyer[1] und Röse[2] geschehen ist, nochmals hingewiesen haben möchte. An dieser Stelle sei es mir ferner gestattet, einige Worte über die Entstehung der Papillen im Allgemeinen anzufügen[3].

Sobald das knospenförmige Stadium erreicht ist, die Epithelscheiden also vollständig deutlich an der Zahnleiste differenzirt sind, beginnt, wie schon mehrfach erwähnt, die Bildung der bindegewebigen Papillen. Hierbei handelt es sich nun um eine aktive Erhebung des Bindegewebes bei gleichzeitig fortschreitender Vergrößerung der Epithelscheiden. Dies wird besonders durch vergleichend-anatomische Betrachtungen bestätigt, wenn man auf die einfachsten hierauf bezüglichen Verhältnisse zurückgreift, die sich wiederum bei der bereits für die Erörterung über das Schmelzorgan bez. die Epithelscheide (p. 588) herangezogenen Entwicklung der Hautzähne der Selachier finden, indem sich hier die Papillen frei über die Oberfläche der Cutis erheben und die aktive Rolle des Bindegewebes, also das Hineinwachsen in das darüberliegende, in diesem

---

[1] Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. Zeitschr. für rationelle Medicin. Bd. XXIV.

[2] Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[3] Nachdem die vorliegende Abhandlung bereits vollständig fertiggestellt war, erschien eine Untersuchung von Klaatsch: »Über die Herkunft der Scleroblasten, Morphologisches Jahrbuch, XXI, 2«, durch welche die Frage, ob bei der Bildung der Papillen dem Bindegewebe oder dem Epithel die aktive Rolle zukomme, in ein neues Stadium eingetreten ist, da Klaatsch die bindegewebige Natur der Papillen in Abrede stellt und annimmt, dass dieselben und somit später auch das Dentin von Zellen gebildet würden, die vom Epithel ihren Ursprung genommen hätten, ein Vorgang, den die Ausführungen Klaatsch's bei niederen Wirbelthieren als ziemlich sicher erscheinen lassen. An meinen Präparaten ist mir jedoch ein Verhalten, welches mich zu einer solchen Annahme hätte veranlassen können, nicht entgegengetreten, und es ist in Folge dessen hier auch nur auf die bisher allgemein gültige Ansicht Rücksicht genommen worden. Vielleicht spricht für mein negatives Resultat gegenüber denjenigen Klaatsch's der Umstand, dass es sich bei meinen Untersuchungen um Säugethierembryonen gehandelt hat, bei denen es Klaatsch für sehr schwierig hält, seine Ansicht direkt nachzuweisen.

Falle nicht in die Tiefe eingesenkte Epithel direkt zu beobachten ist. Vergleicht man nun hiermit die Verhältnisse bei den Säugethieren, so fungirt bei diesen zwar nicht das ganze Mundhöhlenepithel als Matrix für die Zähne, die Entwicklung derselben ist vielmehr in die Tiefe der Schleimhaut verlegt, trotzdem gleichen aber die alsdann auftretenden Vorgänge im Princip vollkommen den für die Entwicklung der Hautzähne der Selachier geschilderten Erscheinungen; die Papillen wachsen also auch bei den Säugethieren aktiv in die Epithelscheide hinein. Die Röse'sche Ansicht (l. c.), dass »das Bindegewebe passiv sei und die späteren Papillen gleichsam von den Epithelmassen umwachsen würden«, und dass dies »vom morphologischen Standpunkte aus eine größere Berechtigung habe«, erhält somit durch vergleichend-anatomische Betrachtungen, die hierfür allein entscheidend sein dürften, keine Stütze.

Bevor ich nun die der Entwicklung des Kronencementes vorangehende Rückbildung der Epithelscheide schildere, möchte ich noch auf zwei hier anschließende Punkte eingehen.

Der erste betrifft die Reduktion desjenigen Theiles der Zahnleiste, welcher die Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel vermittelt und sonach nicht mit zur Ausbildung der einzelnen Epithelscheiden verwendet wird. — Bei der bald nach der Differenzirung der letzteren beginnenden Abschnürung der Zahnleiste vom Mundhöhlenepithel verschwinden in der oberflächlichen Portion derselben im Allgemeinen zuerst die runden Zellen des Stratum corneum, so dass das labiale und linguale Blatt des Stratum mucosum der Zahnleiste direkt an einander zu liegen kommen, wobei die anfänglich ziemlich hohen Cylinderzellen desselben mehr abgeplattet werden. Mitunter findet man jedoch in dem sich auf diese Weise zurückbildenden Theile der Zahnleiste Zellen, die sich durch die geringe Tinktion ihres Protoplasmas und durch ihre beträchtliche Größe von den umgebenden, deutlich gefärbten und jetzt niedriger gewordenen Zellen des Stratum mucosum derselben scharf abheben (Fig. 10). Bei ihrer Vergleichung mit den auf der Oberfläche des Kiefers in sehr großer Menge vorhandenen Zellen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels erkennt man sehr bald die vollkommene Gleichwerthigkeit und die Abstammung jener wenig gefärbten Zellen von diesen und sieht ein, dass es sich hierbei nicht um eine besondere »Vacuolenbildung« handelt, wie Mayo[1] dies angenommen hat. Denn die Zellen, von denen er sagt, dass sie »become vacuolated«, stimmen sowohl durch die randständige Lage des Kernes, als auch durch die Dicke der Zellmembran und durch ihre äußere Form mit denjenigen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels vollkommen überein, und ihr Auftreten an Punkten, die von dem letzteren relativ weit entfernt sind, erklärt sich dadurch, dass die Zahnleiste ursprünglich breit mit demselben zusammengehangen hat (Fig. 1), dass also zu dieser Zeit auch solche große, rundliche Zellen mit in die Bildung ihres oberflächlichen Theiles eingegangen sind, die dann aber bei der beginnenden Abschnürung der Zahnleiste durch das andrängende Bindegewebe außer Zusammenhang mit dem Mundhöhlenepithel gebracht und in die in Rückbildung begriffene Zahnleiste eingebettet worden sind, ein Vorgang, den man an geeigneten Schnittserien direkt verfolgen kann. Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass es sich bei der von Mayo beschriebenen Vacuolenbildung einfach um solche große und vom Bindegewebe abgetrennte, polygonale Zellen des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels handelt, welche durch ihr vereinzeltes Auftreten allerdings zu Täuschungen Anlass geben können. Den weiteren Schwund des genannten Theiles der Zahnleiste schildert Mayo ähnlich wie Piana[1] vollkommen zutreffend, indem er als die letzten nachweisbaren Reste einzelne von einander getrennte und verschieden tief im Bindegewebe liegende Gruppen von Epithelzellen beschreibt.

---

[1] The superior incisors and canine teeth of sheep. Bull. of the Mus. compar. Zool., Harvard Coll., Cambr. XIII.

Der zweite Punkt, welchen ich vor der Entwicklung des Kronencementes noch erwähnen möchte, bezieht sich auf einen bereits vor der Ausbildung der einzelnen Epithelscheiden vorhandenen Unterschied zwischen dem labialen und lingualen Blatt des Stratum mucosum der Zahnleiste, der sich bei schwacher Vergrößerung dadurch bemerkbar macht, dass das letztere schärfer hervortritt als das erstere. Bei der Beobachtung mit starken Systemen erkennt man den Grund dieser Differenz darin, dass die Zellen des lingualen Blattes in zwei- bis dreifacher Reihe über einander liegen, während die des labialen Blattes, genau wie an allen übrigen Stellen des Mundhöhlenepithels eine einfache Lage bilden. Mayo (l. c.) hat dieselben histologischen Details als Ursache für die schon von Pouchet et Chabry[2] gesehenen, aber nicht näher untersuchten Unterschiede der beiden Blätter der Zahnleiste angegeben. Auch Zuckerkandl[3] bildet dieselben an der Zahnanlage einer Fledermaus ab, ohne indessen weiter darauf einzugehen, da sich der betreffende Aufsatz auf die makroskopische Anatomie der Zähne bezieht. Auf ältere Stadien bezügliche Resultate hat Mayo dagegen nicht angegeben. Untersuchungen, die in dieser Richtung von mir angestellt wurden, haben nun gezeigt, dass sich die für die einfache Zahnleiste angeführten histologischen Differenzen auch bei den vollständig entwickelten Epithelscheiden bis zum Beginn der Bildung der Ersatzleiste, eben so wie an den zwischen je zwei Epithelscheiden gelegenen Abschnitten der Zahnleiste finden. Man kann in Folge dessen den Übergang des an letztgenannten Stellen aus mehrfachen Lagen hoher Cylinderzellen bestehenden lingualen Blattes in den die Papillen unmittelbar überziehenden Theil der Epithelscheiden direkt verfolgen, und es ergiebt sich hieraus, dass die Schmelzorgane ausschließlich vom lingualen Blatt der Zahnleiste abstammen, ein Verhalten, welches auch schon Mayo vermuthungsweise anführt. Da jedoch bei der Bildung der Schmelzorgane das linguale Blatt der Zahnleiste nicht in seiner ganzen Ausdehnung, vielmehr nur mit seinem tiefen Abschnitt betheiligt ist, so geht die obere, nach der Mundhöhle zu gelegene Partie desselben, eben so wie das labiale Blatt in die äußere Begrenzung der Epithelscheiden über, bildet also mit diesem das sog. »äußere Epithel« der letzteren. Dieses zeigt nun natürlich, entsprechend seiner Zusammensetzung aus einem Theil des lingualen und aus dem ganzen labialen Blatt an den betreffenden Abschnitten, so lange sich die Ersatzleiste noch nicht gebildet hat, die gleichen histologischen Unterschiede, wie sie sich zwischen dem lingualen und labialen Blatt der einfachen Zahnleiste finden. Sobald jedoch die Ersatzleiste vorhanden ist, wird das äußere Epithel durchweg von einer einzigen Lage abgeplatteter Zellen — auch auf der lingualen Seite — gebildet, da die bisher daselbst vorhandene mehrfache Schicht von Cylinderzellen in medialer Richtung weiter gewachsen ist und dadurch die Ersatzleiste gebildet hat. In Folge dessen begegnet man an dieser ebenfalls den oben mehrfach erwähnten Differenzen (Fig. 11) zwischen labialem und lingualem Blatt, und es gehen somit auch die Schmelzorgane der bleibenden Zähne aus dem letzteren hervor.

---

[1] Osservazioni intorno all' esistenza di rudimenti di denti canini ed incisivi superiori negli embrioni bovini ed ovini. Memorie dell' Academia delle Scienza dell' Instituto di Bologna. Serie III. Tomo IX.

[2] Contributions à l'odontologie des mammifères. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. XX.

[3] Makroskopische Anatomie. Handbuch der Zahnheilkunde.

Bevor nun die Entwicklung des Kronencementes an den nach dem selenodonten Typus gebauten Backenzähnen der Wiederkäuer beginnen kann, muss, da sonst eine unmittelbare Anlagerung desselben an die Außenseite des Schmelzes nicht möglich ist, der Kronentheil der Epithelscheide vollständig geschwunden sein. Dieser Vorgang (Fig. 8) nimmt seinen Anfang an den über den höchsten Spitzen der Papillen gelegenen Partien der Sternzellenschicht, und zwar erfolgt die Rückbildung an diesen Stellen bevor die Dentin- oder Schmelzproduktion eintritt; sie ist als eine durch den mechanischen Druck der in die Höhe wachsenden Papille bewirkte Atrophie der Sternzellenschicht aufzufassen. Hieraus ergiebt sich, dass die letztere von gar keiner Bedeutung für die Schmelzbildung ist und nichts weiter darstellt als ein Füllsel, welches den Platz für die sich vergrößernde Papille frei hält. Man muss demnach die oben (p. 591) erwähnte Schilderung von Hertz als nicht den thatsächlichen Verhältnissen entsprechend betrachten, und eben so dürfte die Röse'sche Ansicht (l. c.) nicht zutreffend sein, dass »sich Schmelz nur in der Ausdehnung finde, als vorher die Sternzellenschicht angelegt sei«. Es spricht gegen eine solche Annahme vor Allem auch die Existenz einer mächtigen Sternzellenschicht in den Epithelscheiden der Anlagen der schmelzlosen Zähne der Edentaten, welche von Ballowitz[1] nachgewiesen worden ist, sowie ihr frühzeitiges Schwinden gegenüber den Spitzen der Papillen vor dem Beginn der Schmelzbildung an den Anlagen der Backen- und der unteren Vorderzähne des Schafes. Es dürfte somit auch kaum anzunehmen sein, dass die Sternzellenschicht den Zweck »einer besseren Saftcirkulation für die Schmelzzellen« hat, wie dies Röse meint; sie funktionirt, wie ich nochmals hervorhebe, vielmehr lediglich als Füllsel. Aus dieser Eigenschaft erklärt sich auch das Fehlen der Sternzellen in dem bei der Wurzelbildung mitwirkenden Theile der Epithelscheiden, da es sich hierbei nicht um ein Platzfreihalten für die wachsende Papille, sondern nur um die formgebende Eigenschaft der Epithelscheide handelt, welche eine Differenzirung des schon in ganzer Ausdehnung vorhandenen Bindegewebes zum Wurzeltheil des Dentinkeims ermöglicht. Nach alledem erscheint die besondere Bezeichnung der sternförmigen Zellen als »Schmelzpulpa«, wie dies fast allgemein geschieht, weder gerechtfertigt noch nothwendig, da dieselben einestheils nicht den geringsten Einfluss auf die Schmelzbildung ausüben — wie man dies aus dem Namen »Schmelzpulpa« erwarten könnte —, und da anderentheils durch die specielle Bezeichnung von an sich nahezu bedeutungslosen — wenigstens in histogenetischer Beziehung — und bald wieder verschwindenden Gebilden die Nomenclatur nur erschwert wird. Das Gleiche gilt von der besonderen Benennung der zuletzt gebildeten, die Sternform nicht annehmenden und direkt über dem Schmelzorgan liegenden runden Zellen des Stratum corneum der Epithelscheiden als

---

[1] Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausdehnung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachsenen Thier. Archiv für mikr. Anat. Bd. XL.

»Stratum intermedium«. Diese Bezeichnung hat eben so wenig eine Berechtigung und ist höchstens geeignet irrige Vorstellungen hervorzurufen, da sie aus einer Zeit stammt, zu welcher man noch nicht hinreichend das Wesen der Zahnentwicklung erkannt hatte. HANNOVER[1] hat diesen Ausdruck in Folge der irrigen Ansicht eingeführt, dass nur das Schmelzorgan epithelialer Herkunft sei, während die Sternzellenschicht Bindegewebe, und zwar den »Cementkeim«, darstelle, welcher durch »eine besondere, bisher nicht gehörig berücksichtigte Haut« vom Schmelzorgan getrennt werde.

Über die Bildung dieser durch die oben erwähnte Schicht runder Zellen repräsentirte Haut spricht sich HANNOVER nicht näher aus; er bezeichnet sie beim sich entwickelnden Zahn als »Membrana intermedia« und giebt an, dass sie im fertigen Zahne zum »Stratum intermedium« werde, welches seinerseits wieder mit dem von v. KÖLLIKER sogenannten »Schmelzoberhäutchen« identisch sei. HANNOVER hat somit den Ausdruck »Stratum intermedium«, wenn auch nicht in zutreffender Weise, so doch nur für den ausgebildeten Zahn gebraucht, und es ist desshalb mit den jetzigen Kenntnissen von der Entwicklung der Zähne nicht in Einklang zu bringen, denselben auf eine bei der Schmelzbildung direkt keine Bedeutung habende Schicht der Epithelscheide, auf welche er durch WALDEYER[2] übertragen worden ist, fernerhin noch anzuwenden.

In Folge der Rückbildung der Sternzellen an den oben genannten Stellen rückt die mehrfache Lage runder, nicht in die Sternform übergegangener Zellen des Stratum corneum fast direkt an das Bindegewebe des Zahnsäckchens heran, da zu dieser Zeit auch an den äußeren Zellen des Stratum mucosum der Epithelscheide regressive Veränderungen Platz zu greifen anfangen, indem die bis dahin vorhandene Kontinuität derselben stellenweise durch das andrängende und an kleinen Blutgefäßen reiche Bindegewebe des Zahnsäckchens aufgehoben wird, wodurch an den betreffenden Punkten die äußeren Zellen der Epithelscheide gleichsam aus der Reihe gebracht werden und kleine Gruppen bilden, die in das Bindegewebe des Zahnsäckchens hervorragen und die Oberfläche des letzteren bei schwacher Vergrößerung wie mit Papillen besetzt erscheinen lassen. Hierbei handelt es sich nun weder um die Entstehung wahrer Papillen von Seiten des Zahnsäckchens, noch um eine aktive Bildung sog. »Epithelialsprossen«, wie dies v. Kölliker, Waldeyer, v. Ebner etc. anzunehmen geneigt sind; dieselben werden vielmehr nur bei schwacher Vergrößerung durch die daselbst von statten gehende passive und durch das Bindegewebe des Zahnsäckchens bewirkte regressive Veränderung des äußeren Epithels vorgetäuscht (Fig. 12). Denn man erkennt bei der Betrachtung mit starken Systemen ganz deutlich, dass zwischen den einzelnen Epithelzellengruppen kein Zusammenhang mehr besteht, dass zwischen denselben hindurch vielmehr das Bindegewebe und mit diesem auch meist ein kleines Gefäß direkt an die Sternzellen herantritt (Fig. 12). Die Rückbildung der Epithelscheide schreitet nun in der eben geschilderten Weise von dem über der Spitze der Papille gelegenen Abschnitt nach der Basis derselben fort, ergreift also auch allmählich die seitlichen Partien des äußeren Epithels und der Sternzellenschicht. An diesen Stellen kommt für den Schwund der letzteren in der Hauptsache wohl das Zahnsäckchen in Betracht, da bei dem vornehmlich nach oben gerichteten Wachsthum der Papille eine Druckwirkung, wie sie an der Spitze auftritt, von den Seitentheilen derselben nur in geringerem Grade mitwirken dürfte. Eine scharfe, lineare Abgrenzung der Epithelscheide vom Zahnsäckchen ist jetzt natürlich in Folge des aufgehobenen Zusammenhangs des äußeren Epithels nicht mehr möglich. Dagegen lässt sich die Frage, ob Blutgefäße zu dieser Zeit thatsächlich in die Epithelscheide eindringen, auf ziemlich einfache Weise beantworten. Die Möglichkeit dazu ist mit dem Eintritt der Diskontinuität des äußeren Epithels jedenfalls gegeben; nur muss man dabei stets berücksichtigen, dass es sich dann nicht etwa um ein in aktiver Weise gefäßreiches normales, sondern um ein in der Rückbildung begriffenes Epithelgewebe handelt, und dass an den Stellen, wo sich eventuell Blutgefäße zwischen den Sternzellen finden — es würde dies natürlich immer nur an der Peripherie dieser Schicht sein —, unter allen Umständen ein Schwund der letzteren vorher stattgefunden haben muss.

---

[1] Die Entwicklung und der Bau des Säugethierzahns. Verhandl. der Kais. Leop.-Akad. d. Naturf. 1856.

[2] Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. I. Königsb. medic. Jahrb. Bd. IV.

Gleichzeitig mit der Rückbildung der Seitentheile der Epithelscheide senkt sich das Zahnsäckchen in die Tiefe der Marken ein und bringt dadurch auch diese Partie der Epithelscheide, die ja eigentlich nichts Anderes als die inneren Seitentheile derselben darstellt, zum Verschwinden, welches unter den gleichen Erscheinungen, wie an der Außenseite der Papille vor sich geht.

Am längsten erhält sich von den verschiedenen Lagen der Epithelscheide außer dem Schmelzorgan die dasselbe an seiner äußeren Oberfläche überziehende mehrfache Schicht runder Zellen, welche nahezu bis zum Ende der Schmelzbildung ziemlich unverändert bestehen bleibt und desshalb gleichsam als eine Art Schutzmauer für das Schmelzorgan gegenüber dem andrängenden Bindegewebe des Zahnsäckchens aufzufassen ist. Der Gefäßreichthum des letzteren nimmt mit der fortschreitenden Entwicklung immer mehr zu und bewirkt schließlich auch den Untergang jener Schicht runder Zellen, so dass das Schmelzorgan nun in direkte Berührung mit dem Zahnsäckchen kommt, in dessen dem ersteren aufliegenden Partie sich mittlerweile ein dichtes, flächenhaftes Kapillarnetz entwickelt hat. Die Schmelzproduktion hat zu dieser Zeit ihr Ende mit der Bildung des Schmelzoberhäutchens erreicht, welches als ein schmaler homogener Saum an den centralen Enden der Zellen des Schmelzorgans wahrnehmbar ist (Fig. 13 *Soh*). Der Schwund des letzteren geht nun in der Weise vor sich, dass in dasselbe, d. h. zwischen seine Zellen von dem an seiner äußeren Oberfläche befindlichen Kapillarnetz des Zahnsäckchens stellenweise feine Ausläufer eindringen und die mit Beendigung ihrer Thätigkeit niedriger gewordenen Zellen sehr bald zum völligen Verschwinden bringen. Nachdem auf diese Weise das Schmelzorgan und somit auch der Kronentheil der Epithelscheide gänzlich rückgebildet worden ist, hat sich das Bindegewebe des Zahnsäckchens an die äußere Oberfläche des Schmelzes angelagert, und zwar zeichnet sich die demselben unmittelbar aufliegende Schicht durch die regelmäßige Anordnung ihrer Fasern aus, welche der Oberfläche des Zahns resp. der Krone parallel verlaufen. Zwischen denselben findet sich eine ziemliche Anzahl spindelförmiger Kerne, die in Bezug auf die Richtung ihrer Längsachse das gleiche Verhalten aufweisen, indem die letztere ebenfalls der Zahnoberfläche annähernd parallel gestellt ist. Gefäße sind in dieser direkt auf dem Schmelz befindlichen Schicht des Zahnsäckchens nicht mehr wahrnehmbar, da sich das bei dem Schwund des Schmelzorgans vorhanden gewesene Kapillarnetz — nachdem es diese seine Funktion ausgeübt — wieder zurückgebildet hat, und sich nur die größeren Gefäße in den von der Oberfläche der Krone etwas weiter entfernten Partien des Zahnsäckchens erhalten haben. Die letzteren unterscheiden sich auch durch ihr mehr lockeres Gefüge und durch den weniger regelmäßigen Verlauf ihrer Fasern von jener dem Schmelze aufliegenden Schicht, und es ist desshalb anzunehmen, dass nur diese durch direkte Verknöcherung, unmittelbar vor dem Durchbruch des betreffenden Zahns, das Kronencement liefert, dessen Bildung eben so wie der Schwund des Schmelzorgans von den Spitzen der Krone nach der Basis fortschreitet (Fig. 14).

Ein knorpeliges Zwischenstadium tritt somit bei der Entwicklung des Kronencementes der Wiederkäuer nicht auf, und ich kann in Folge dessen die Angaben Legros' et Magitot's[1] eben so wenig bestätigen, wie dies v. Brunn[2] bei der Untersuchung des Kaninchenbackenzahns möglich gewesen ist. Die beiden französischen Autoren schildern zwar Anfangs den außerordentlich großen Gefäßreichthum der der Epithelscheide unmittelbar aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens ganz richtig, behaupten dann aber weiter, dass sich die letztere schon zu diesem Zeitpunkt durch besondere histologische Eigenschaften von dem übrigen Theile des Zahnsäckchens unterscheide und fassen sie desshalb als ein differentes Gebilde auf, welches sie als »germe oder organe du cément« bezeichnen. In diesem sollen sich dann später nach den Angaben Legros' et Magitot's — au moment où le chapeau de dentine est constitué, et où commence le développement de la racine — neue Elemente — ce sont ces petites cavités contenant une ou plusieurs cellules cartilagineuses ou chondroplastes — zeigen, und erst nach diesem Stadium — état fibro-cartilagineux — soll durch Verknöcherung des Knorpels das Cement entstehen. Es ist mir aber in keinem Falle möglich gewesen, ein besonderes Cementorgan in diesem Sinne nachzuweisen, und eben so wenig habe ich mich von dem Vorhandensein der von Legros et Magitot beschriebenen Knorpelzellen überzeugen können. Ich wiederhole desshalb nochmals, dass die Bildung des Kronencements bei den Wiederkäuern ohne die Zwischenstufe von Knorpel durch direkte Verknöcherung der der Schmelzoberfläche aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens bewirkt wird, und ich kann somit im Allgemeinen die von v. Brunn für die Entwicklung des Cementes an der Krone des Kaninchenbackenzahns gemachten Erfahrungen vollständig bestätigen.

Anm. Die hierzu nöthige Untersuchung von Zähnen, welche sich kurz vor dem Durchbruch befanden, wurde nicht an Schnittpräparaten vorgenommen. Die betreffenden Backenzähne — es dienten hierzu solche von völlig ausgebildeten Rindsföten — wurden vielmehr mitsammt dem Zahnsäckchen aus dem Kiefer herauspräparirt und davon Schliffe nach der von v. Koch beschriebenen Weise, der sog. »Versteinerungsmethode«, hergestellt. In Bezug hierauf und speciell auf die Anwendung derselben auf die Zähne verweise ich auf die Angaben Weil's (Münchener Habilitationsschrift und Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde 1887) und Röse's (Anatomischer Anzeiger 1893).

Vergleicht man hiermit die Entstehung des Wurzelcementes, so findet man, dass diese im Princip den gleichen Vorgang darstellt, wie die des Kronencementes, da es sich auch bei der Bildung des ersteren, wie gleichfalls besonders aus den Untersuchungen v. Brunn's[1] hervorgegangen ist, zunächst um die Zerstörung der Epithelscheide handelt, in diesem Falle des Wurzeltheils derselben, welche in ähnlicher Weise, wie die oben geschilderte Rückbildung des Kronentheils vor sich geht, und auf welche dann die Verknöcherung der hier dem Dentin aufliegenden Schicht des Zahnsäckchens folgt. Es drängt sich nun die Frage auf, warum es bei gewissen Säugethieren, z. B. den Wiederkäuern, zur Bildung von Kronencement kommt, während dieselbe bei anderen, wie z. B. auch beim Menschen, völlig ausbleibt.

---

[1] Contributions à l'étude du developpement des dents. Journ. de l'Anat. et de la Phys. XV.

[2] Beiträge zur Kenntnis der Zahnentwicklung. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. XXXVIII.

Durch die Art und Weise der Entwicklung des Kronen- wie des Wurzelcementes erhält man die Überzeugung, dass das Zahnsäckchen in seiner ganzen Ausdehnung, wenn die Verhältnisse günstig sind, den Anlass zur Bildung von Cement durch Verknöcherung seiner der Oberfläche des Schmelzes aufliegenden Schicht geben kann. Dieser Fall tritt jedoch nur relativ selten ein, wie man aus dem nicht allzu häufigen Vorkommen des Kronencementes ersieht, und beruht höchstwahrscheinlich darauf, dass der Zahn gleichsam zu früh durchbricht, oder besser gesagt, dass die Rückbildung des Kronentheils der Epithelscheide zu spät erfolgt, da sie erst mit dem Durchbruch vollkommen wird. Man hat hierfür einen direkten Beweis in dem Vorkommen jenes eigenthümlichen Belags auf den durchbrechenden Zähnen des Menschen — und wahrscheinlich aller übrigen Säugethiere, denen das Kronencement fehlt —, welcher nach den Angaben Röse's (l. c.) aus den vor dem Durchbruch nicht völlig geschwundenen Resten des Kronentheils der Epithelscheide besteht, die in Folge dessen dem durchbrechenden Zahne anhaften. Hierher gehört auch das von Kollmann[2] beschriebene »zähe Häutchen«. Die definitive Zerstörung des genannten Abschnittes der Epithelscheide geht also beim Menschen erst mit oder vielmehr nach dem Durchbruch des betreffenden Zahns vor sich. Da aber die völlige Rückbildung des ersteren vor dem Beginn des Durchbruchs eine unerlässliche Bedingung für die Entwicklung des Kronencementes ist, weil sonst eine direkte Anlagerung des das letztere liefernden Zahnsäckchens auf die Schmelzoberfläche nicht früh genug möglich ist, so erklärt es sich, dass bei dem erst gleichzeitig mit oder nach dem Durchbruch vollständig werdenden Schwunde des Kronentheils der

---

[1] Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX und: Beiträge zur Kenntnis der Zahnentwicklung. Ebenda Bd. XXXVIII.

[2] Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Münch. Sitzb. d. k. Akad. 1869.

Epithelscheide beim Menschen eine Bildung von Kronencement nicht eintritt. Es erfolgt eine solche dann vielmehr nur an dem nicht über das Niveau des Kiefers heraustretenden und seine Entwicklung erst ziemlich spät abschließenden Theil des Zahns, an der Wurzel, weil an dieser Stelle ein verhältnismäßig unbeschränkter Zeitraum für die Rückbildung des hier in Betracht kommenden Abschnittes der Epithelscheide zur Verfügung steht. In ähnlicher Weise hat sich bereits früher Kollmann[1] ausgesprochen, indem auch er angiebt, dass »in den Fällen, in welchen der Zahn den Kiefer zu früh verlässt, es an der Krone entweder nur zu partieller Cementbildung kommt, oder dass dieselbe völlig ausbleibt«.

Nach alledem erscheint jedenfalls die Annahme gerechtfertigt, dass die Hauptbedingung für die Entwicklung des Kronencementes die genügend lange Zeit vor dem Beginn des Durchbruchs abschließende Produktion des Schmelzes und die danach erfolgende, möglichst rasche Rückbildung des Kronentheils der Epithelscheide ist. Dass man es bei den Wiederkäuern thatsächlich mit einer solchen, gleichsam beschleunigten Rückbildung des Schmelzorgans zu thun hat, beweist der bei denselben vorhandene und oben beschriebene außerordentlich große Gefäßreichthum des Zahnsäckchens, besonders das über dem Schmelzorgan vorhandene Kapillarnetz, ein Gefäßreichthum, wie er bei Säugethieren mit Zähnen ohne Kronencement in dem Maße niemals auftritt.

Hieran anschließend sei es mir gestattet, noch einige Worte über das Verhalten der Epithelscheide bei der Bildung des bei mehrwurzeligen Zähnen zwischen den einzelnen Wurzeln gelegenen und der Kaufläche abgewendeten Theils der Krone hinzuzufügen. In seiner für die Entwicklung der Wurzeln im Allgemeinen grundlegenden Arbeit beschreibt v. Brunn[2] zwar auch die Bildung der genannten Partie der Krone, allein in etwas undeutlicher Weise, so dass es mir nicht möglich gewesen ist, dadurch eine genügend klare Vorstellung der hierbei auftretenden Verhältnisse zu gewinnen. v. Brunn selbst schildert dieselbe a. a. O. mit folgenden Worten:

---

[1] Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Diese Zeitschr. Bd. XX.

[2] Über die Ausdehnung des Schmelzorgans und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX.

> »Zum Zweck der Bildung dieser Fläche sieht man jetzt von dem unteren Rande des Schmelzorgans (gemeint ist der untere Rand der Epithelscheide) den ringförmigen Fortsatz *SE** (s. v. Brunn's Fig. 5 und 11*b*) abgehen...... der Ring verengert sich nun im Allgemeinen trichterartig, je weiter er wächst; die untere Öffnung wird auf diese Weise kleiner und kleiner, bis seine Ränder einander schließlich berühren und so die eingeschlossenen Bindegewebsmassen vollständig einhüllen...... Das Schmelzorgan (= Epithelscheide) findet bei seinem weiteren Vordringen an der der Kaufläche abgewendeten Seite Widerstand an denjenigen Stellen, an denen später die Wurzeln hervorkommen, indem hier starke Blutgefäße in die Pulpa hineingehen. Sie halten den Strom des Schmelzepithels auf und werden nun von ihm umflossen wie Felsblöcke von der Lava, in deren Wege sie liegen. Und wie in diesem Bilde sich jenseits des Hindernisses die Theilströme wieder einander nähern und aufs Neue zusammenschließen, so rücken auch hier die Ränder der zwischen den Gefäßen hindurchgedrungenen Abtheilungen des Schmelzorgans wieder an einander...... An jeder Wurzel ist der Vorgang der gleiche und dadurch wird die Epithelscheide an einem einfachen Schluss an der Wurzelfläche der Krone gehindert, es entsteht vielmehr eine sehr unregelmäßige aus mehreren unter verschiedenem Winkel auf einander stoßenden Linien bestehende Berührungsfigur.«

Wie schon oben gesagt, ist es mir nicht gelungen aus der eben angeführten Schilderung ein körperliches Bild über die bei der Entwicklung des hier in Frage stehenden Theils der Krone auftretenden Verhältnisses zu gewinnen, und ich will desshalb versuchen, dieselben im Folgenden klar zu stellen.

Die Epithelscheide umgrenzt ursprünglich bekanntlich nur den Kronentheil des Zahns, umfasst also an ihrem unteren Ende eine weite Öffnung, durch welche die Papille mit dem darunter liegenden Bindegewebe des Kiefers in breitem Zusammenhang steht. In dem Niveau dieses unteren Randes des Kronentheils der Epithelscheide finden sich nun später, nachdem die letztere geschwunden ist, im vollständig ausgebildeten Zahn die mit der Unterfläche der Krone in Verbindung stehenden oberen Enden der einzelnen Wurzeln und die zwischen diesen gelegene Seite der Krone. Behufs Bildung der letzteren Partie beginnt zu einem Zeitpunkt, zu welchem Schmelz und Zahnbein schon in ziemlich mächtiger Schicht an den Spitzen der Papille abgelagert sind, die Epithelscheide an ihrem unteren Rande zu wachsen. Dieses Wachsthum erfolgt jedoch Anfangs nicht in der ganzen Ausdehnung desselben, sondern nur — ich schildere der Einfachheit halber die Erscheinungen, wie sie an einem zweiwurzeligen Backenzahn eines Schafsfötus von 43 cm Länge auftreten — auf der labialen und auf der lingualen Seite, und zwar auf beiden Seiten zunächst nur an einer beschränkten Stelle, welche in der Mitte des horizontal verlaufenden dorsoventralen Durchmessers der betreffenden Zahnanlage liegt. Daselbst kommt also von dem unteren Rand der Epithelscheide ein labialer und ein lingualer Fortsatz hervor, welche beide horizontal und somit der Kaufläche parallel gerichtet sind, einander entgegen- und demnach auf die vertikale centrale Längsachse des betreffenden Zahns zuwachsen. Nachdem diese beiden Fortsätze bei weiterem Wachsthum zusammengestoßen sind — ob hierbei eine wirkliche Verwachsung beider erfolgt, oder ob zwischen denselben der von v. Brunn beschriebene Spalt bleibt, habe ich an dem vorliegenden Stadium nicht feststellen können; dieser Umstand ist ja überhaupt von keiner besonderen Bedeutung —, ist die Abgrenzung der der Kaufläche abgewendeten Seite der Krone beendigt, und es kann nun auch an dieser Stelle die Differenzirung der Odontoblasten mit der nachfolgenden Dentinbildung vor sich gehen. Betreffs dieser letzteren in allen Fällen sich gleichbleibenden Vorgänge verweise ich auf die oben angeführte Arbeit v. Brunn's.

Der untere Rand der Epithelscheide umschließt nun zwei den oberen, mit der Unterfläche der Krone in Verbindung stehenden Enden der beiden, jetzt allerdings noch fehlenden Wurzeln entsprechende rundliche Öffnungen, durch welche, sowohl durch die vordere, als auch durch die hintere, Gefäße in die Papille eintreten. Hierauf erst, nachdem also die Krone in ihrer Unterfläche ebenfalls abgegrenzt ist, beginnt die Bildung der Wurzeln, indem die Epithelscheide jetzt von ihrem ganzen unteren Rande aus in die Tiefe wächst, und zwar geschieht dies, da der letztere jene zwei rundlichen Öffnungen zeigt, naturgemäß in Form zweier cylindrischer Fortsätze, welche die Matrize für die Gestalt der beiden späteren Wurzeln abgeben. Mit Bezug auf die nun hier gleichfalls beginnende Bildung der Odontoblasten bez. des Zahnbeins verweise ich nochmals auf die Arbeit v. Brunn's, da diese Vorgänge in derselben in eingehender Weise behandelt sind.

Der die Abgrenzung des der Kaufläche gegenüber gelegenen Theils der Krone bewirkende labiale und linguale Fortsatz der Epithelscheide besteht, wie dies auch bei der Bildung der Wurzeln der Fall ist, nur aus zwei Zelllagen, dem Stratum mucosum. Die innere der Papille direkt aufliegende Schicht erscheint als eine unmittelbare Fortsetzung des Schmelzorgans, während die äußere eine solche der äußeren Zellen der Epithelscheide darstellt; beide Lagen gehen an der tiefsten Stelle kontinuirlich in einander über. Die rundlichen eben so wie die sternförmigen Zellen fehlen also in diesen Partien, weil für dieselben nur die formgebende Eigenschaft der Epithelscheide in Betracht kommt, die als Füllsel dienenden Zellen somit unnöthig sind.

Durch Vergleichung der Fig. 6 und 7 werden die oben geschilderten Verhältnisse noch deutlicher werden.

3. Beiträge zur Entstehung der Form der Molaren und des Gebisses der Säugethiere.

Bei der Betrachtung von Präparaten über die Entwicklung des ersten bleibenden Backenzahns bei Schafsembryonen drängte sich die Frage auf, welche morphologische Stellung die Molaren im Gebiss der Wiederkäuer bez. der Säugethiere im Allgemeinen einnehmen.

Nach der durchgehends gültigen Ansicht betrachtet man als Milchzähne diejenigen Zähne, welche bald nach der Geburt durchbrechen, eine Zeit lang funktioniren und dann durch die bleibenden Zähne ersetzt werden. Man ist dabei vorzugsweise von den Verhältnissen beim Menschen und den höheren Säugethieren ausgegangen, wo man zwei zeitlich scharf getrennte Zahnreihen unterscheiden kann. In Folge ihres relativ späten Auftretens und ihrer das ganze Leben andauernden Gebrauchsfähigkeit rechnete man die Molaren zu den sog. bleibenden Zähnen, also zur zweiten Serie, eine Ansicht, die, wie sich bald zeigen wird, nur bei einseitiger physiologischer Betrachtung der Verhältnisse möglich ist und absolut nicht den Thatsachen entspricht[1].

Rekapitulire ich zunächst noch einmal kurz die Befunde, welche ich in Bezug auf die Entwicklung der Molaren bei Schafsembryonen gemacht habe, so zeigt sich, dass in einem gewissen Stadium, wo die Anlagen sämmtlicher sog. Milchzähne bereits ziemlich hoch ausgebildet sind, die Zahnleiste sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer hinter der Anlage des letzten Milchbackenzahns dorsalwärts weitergewachsen ist, und dass sich an diesem dorsalen Ende derselben die Anlage des ersten Molaren entwickelt hat. Hinter der letzteren setzt sich die Zahnleiste wiederum eine Strecke nach rückwärts fort, und es ist desshalb mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass sich die Anlagen des zweiten und dritten Molaren in derselben Weise bilden, wie die des ersten, d. h. die Zahnleiste wächst noch weiter in dorsaler Richtung und giebt durch zwei neue Verdickungen mit den bekannten nachfolgenden

---

[1] Da dieser Abschnitt in der Hauptsache auf den im ersten Theil der vorliegenden Abhandlung aufgeführten Thatsachen basirt, so mussten in dem letzteren die Bezeichnungen »Milch- und Ersatzzähne« noch wie bisher angewendet werden.

Veränderungen den Anlass zur Entwicklung jener Zähne. Diese Annahme erscheint um so mehr berechtigt, wenn die von Röse[1] für die Entwicklung der Molaren des Menschen gemachten Angaben zum Vergleich herangezogen werden (s. p. 577), und man erkennt somit, dass die Molaren ihren Ursprung von derselben Zahnleiste nehmen, wie die Milchzähne. Bleibende Molaren, wie Milchzähne sind also Glieder der ersten Zahnserie, die sich aus der Zahnleiste entwickelt, und die Milchzähne und die bleibenden Molaren sind desshalb im ontogenetischen und morphologischen Sinne völlig gleichwerthig. Es sind daher die Molaren nicht den übrigen bleibenden Zähnen zuzuzählen, da diese ja Glieder der zweiten Zahnserie darstellen, sondern den Milchzähnen, oder richtiger: die sog. Milchzähne und die sog. bleibenden Molaren stellen die erste Zahnserie dar, während zur zweiten Zahnserie die eventuell auftretenden Ersatzzähne zu rechnen sind.

Diese durch Betrachtungen über die Entwicklung des Gebisses bei Wiederkäuern gewonnene Anschauung stimmt vollkommen mit der von Leche[2] in Folge der Untersuchung der Entwicklung des Igelgebisses vertretenen Ansicht überein, und ich möchte an dieser Stelle Leche's Verdienst, zuerst die wahre Stellung der Molaren richtig erkannt zu haben, noch besonders hervorgehoben wissen.

Der Charakter der Molaren als Glieder der ersten Zahnserie, also gleichsam als echte Milchzähne, würde noch schärfer hervortreten, wenn sich medialwärts von denselben Andeutungen von Anlagen entsprechender Zähne der zweiten Serie auffinden ließen, mit anderen Worten, wenn die Molaren in einem gewissen Stadium der Entwicklung einmal dasselbe Verhalten zeigten, wie die mehr ventralwärts gelegenen Glieder der ersten Zahnserie. Dies ist Leche nun auch thatsächlich in einer ganzen Anzahl Fälle gelungen, so für die Molaren des Igels, für den ersten Molaren der Katze und des Seehundes und für den ersten und zweiten Molaren der Chiropteren. Bei Wiederkäuern nähere Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen ist mir in Folge Mangels an passendem Material nicht möglich gewesen, da die betreffenden Embryonen für den genannten Zweck fast durchgehends zu jung waren. Nur bei einem 20 cm langen Schafsfötus ist es mir gelungen, an der

[1] Über die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[2] Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX und: Nachträge zu »Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren«. Ebenda Bd. XX.

lingualen Seite der auf dem glockenförmigen Stadium stehenden Anlage des ersten Molaren eine geringe Ausbuchtung der Epithelscheide nachzuweisen, welche jedenfalls den Anfang zur Bildung einer rudimentären Ersatzleiste darstellt (s. p. 579 und Fig. 5 *El*).

In Anbetracht dieser Befunde und der völlig gleichartigen Entwicklung der eigentlichen Milchzähne und der Molaren glaube ich es demnach in Übereinstimmung mit Leche für absolut sicher halten zu dürfen, dass die Molaren den Milchzähnen morphologisch und ontogenetisch gleichwerthig und mit diesen zusammen der ersten Zahnserie zuzurechnen sind.

Hieran schließt sich direkt die Frage nach den im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Säugethiere an den Molaren aufgetretenen Formveränderungen an, in Bezug auf welche sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber stehen. Die eine derselben, welche von Cope, Osborn und Schlosser vertreten wird, nimmt an, dass die Molaren durch allmähliches Auswachsen je eines einzigen, kegelförmigen Reptilienzahns entstanden seien und betrachten als die gemeinsame Ausgangsform den triconodonten bez. trituberkulären Typus. Den Beweis für die Richtigkeit ihrer Behauptung führen sie auf Grund zahlreicher paläontologischer Befunde, betreffs deren ich besonders auf die Schlosser'sche Arbeit[1] verweise. Die dieser Anschauung entgegengesetzte ist die in neuester Zeit von Kükenthal und Röse, ferner auch von Credner[2] vertheidigte sog. Concrescenztheorie, welche annimmt, dass die Molaren durch Verwachsen einer den einzelnen Höckern entsprechenden Anzahl von kegelförmigen Reptilienzähnen entstanden seien, oder dass, wenn auch mitunter eine völlige Homologisirung zwischen den einzelnen Höckern der Molaren und je einem kegelförmigen Reptilienzahn nicht scharf ausgesprochen wird, doch wenigstens von mehreren solchen eine Betheiligung bei der Bildung der Molaren in Betracht komme. Beide Autoren suchen ihre Ansicht, welche übrigens schon früher von Giebel, Gaudry u. A. ausgesprochen worden ist, besonders durch embryologische Thatsachen zu stützen. Wirkliche Beweise in dieser Richtung beizubringen hat indess nur Röse unternommen, welcher behauptet, dass das die komplicirte Form der Molaren bedingende und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Säugethiere vor sich gegangene Verwachsen mehrerer einzelner Kegelzähne auch jetzt noch embryologisch nachweisbar sei, und zwar auf Grund der »einwandfreien Modelle«, die Röse bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne des Menschen angiebt, erhalten zu haben. Nun sagt aber Röse selbst in einer speciell mit dem vorliegenden Thema sich befassenden Arbeit[1], dass »die Papillen der Milchmolaren sehr frühzeitig durch vorspringende epitheliale Rinnen und Leisten in mehrere Fächer, in Nebenpapillen abgetheilt erscheinen«. Aus diesen Worten, welche gerade ein Beweis für die Concrescenztheorie sein sollen, geht jedoch das direkte Gegentheil hervor; denn wie man zwischen denselben ganz deutlich herauslesen kann, ist die allererste bindegewebige Anlage der Molaren auch nach den allerdings nicht offen ausgesprochenen Angaben Röse's eine einzige einfache Papille. Eine aus mehreren der Anzahl der späteren Höcker entsprechenden Zahl einzelner Papillen bestehende Anlage der Molaren hat Röse also nicht gefunden und wird dadurch seiner Ansicht die Hauptstütze entzogen. Denn wenn die Concrescenztheorie ein Recht auf Gültigkeit haben soll, so müssen ihre Vertreter vor allen Dingen den Nachweis liefern, dass die Molaren in ihrer ersten Anlage aus mehreren getrennten, je einem kegelförmigen Reptilienzahn entsprechenden Papillen bestehen. Dies ist die einzige und hauptsächlichste Forderung, die man an einen Beweis für die Concrescenztheorie stellen kann; dieselbe jedoch erfüllt zu haben, ist Kükenthal noch viel weniger gelungen als Röse. Denn Kükenthal[2] sucht die Concrescenztheorie lediglich durch Rückschlüsse aus einem entgegengesetzten Verhalten zu begründen, welches er bei Embryonen von Bartenwalen festgestellt hat, und welches darin besteht, dass bei diesen die ursprünglich komplicirt gebauten und in geringer Anzahl vorhandenen Backenzähne im Laufe der weiteren embryonalen Entwicklung in Folge eintretenden Längenwachsthums der Kiefer in eine größere Menge einzelner einfacherer Zähne zerfallen. Hieraus folgert Kükenthal nun, dass bei dem entgegengesetzten Process, bei der Kieferverkürzung, welche bei den Säugethieren embryologisch allgemein nachweisbar sei, die ursprünglich in größerer Zahl vorhandenen, einfachen Kegelzähne zur Bildung eines komplicirten Säugethiermolaren zusammengetreten seien. Dieser Umstand kann jedoch, da er nicht im positiven Sinne beweiskräftig ist, nicht zur Begründung der Concrescenztheorie herangezogen werden, zumal da die paläontologischen Befunde, wie sie in der Schlosser'schen Arbeit[3] niedergelegt sind, mit großer Bestimmtheit gegen die erstere sprechen. Eben so verhält es sich mit den oben (p. 570) von mir erwähnten embryologischen Thatsachen, welche gleichfalls einen Gegenbeweis der Richtigkeit jener Theorie bilden, da durch dieselben festgestellt worden ist, dass sich bei den Wiederkäuern in allen Fällen stets nur eine einzige, zunächst vollkommen einfache Papille (Fig. 5 *P*) in die betreffende Epithelscheide einstülpt, welche erst im Laufe der weiteren Entwicklung die komplicirte Form annimmt.

---

[1] Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biologisches Centralblatt Bd. X.

[2] Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. königl. sächs. Gesellschaft der Wissensch. Bd. XX.

---

[1] Über die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anz. Bd. VII.

[2] Über die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes. Biolog. Centralbl. Bd. XII und: Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXVI.

[3] Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biolog. Centralbl. Bd. X.

Die von Röse[1] als weiterer Beweis für die Concrescenztheorie angeführte Thatsache, dass die Entwicklung und spätere Verkalkung der einzelnen Spitzen der Papille der Mahlzähne in ungleicher Weise vor sich gehe, erscheint mir ebenfalls viel eher als ein gegen jene Theorie sprechender Umstand. Denn es ist, weil es sich bei der Ausbildung der Backenzahnpapillen um ein sekundäres Auswachsen der ursprünglich einfachen Papille handelt, eine ungleichmäßige Entwicklung und zeitlich verschiedene Verkalkung der einzelnen, hervorgewachsenen Spitzen der Papille ganz natürlich, während eine solche Differenz bei einer Verwachsung von mehreren völlig gleichwerthigen und gleichartigen, einfachen kegelförmigen Papillen wohl kaum anzunehmen sein dürfte, da in diesem Falle eine ungleichmäßige Entwicklung von ursprünglich völlig gleichen Gebilden schwer zu erklären sein würde. Da nun sowohl die Thatsachen der Paläontologie, als auch besonders diejenige der Embryologie gegen die Concrescenztheorie sprechen, wie dies ebenfalls Leche[2] schon kurz erwähnt hat, in Hinblick auf das Rösesche Schema der Gebissentwicklung beim Menschen, so ist als Grund für die Formentwicklung der Molaren lediglich ein sekundäres Auswachsen der ursprünglich einfachen Papillen anzunehmen, welche nach Schlosser u. A. als die natürliche Folge der von den Kaumuskeln auf die hintere, dem Gelenk benachbarte Partie der Kiefer ausgeübten größeren Wirkung zu betrachten ist, wodurch dieser Abschnitt zusammen mit den daselbst vorhandenen Zähnen eine stärkere mechanische Leistung zu vollführen in den Stand gesetzt worden ist, die ihrerseits dann wieder die stärkere Entwicklung der betreffenden Theile herbeigeführt hat.

Das hier für die Molaren Gesagte gilt natürlich auch für die Entstehung der Prämolaren, welche ja nach der Concrescenztheorie ebenfalls durch Verschmelzung von — wenn auch einer geringeren Anzahl

---

[1] Über die Entstehung und Formabänderung der menschlichen Molaren. Anat. Anzeiger Bd. VII.

[2] Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugethieren. Morphol. Jahrbuch Bd. XIX.

— kegelförmigen Reptilienzähnen entstanden zu denken sind. Denn auch bei den Prämolaren ist die Papille ursprünglich eine einfache, welche erst sekundär zu der komplicirten Form auswächst. Was schließlich die Schneide- und Eckzähne anlangt, so ist es ja selbstverständlich, dass es sich hier um einfache, nur durch Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen jeweilig etwas in ihrer Form veränderte Zähne handelt, und es hieße die bei denselben vorliegenden primitiven Verhältnisse nur komplicirt und schwer verständlich machen, wollte man auch für sie, wie es Röse l. c. versucht hat, die Concrescenztheorie in Anwendung bringen.

An diese Erörterungen möchte ich noch einige Bemerkungen über die Stellung der ersten und zweiten Zahnserie und über ihre Deutung im Gebisse der Säugethiere anknüpfen.

Bekanntlich sucht man das Gebiss der Säugethiere von einem vielreihigen Reptiliengebiss abzuleiten. Wenn nun hierfür bis jetzt noch kein direkter Übergang nachgewiesen worden ist, so erscheint eine solche Annahme bei der jetzt allgemein geltenden Ansicht, dass die höheren und höchsten Wirbelthiere im Laufe ihrer Entwicklung mehr oder minder vollständig einmal Zustände durchlaufen haben, wie sie noch jetzt durch die niederen Wirbelthierklassen repräsentirt werden, völlig berechtigt. Hieran schließt sich nun die Frage an, ob die erste Zahnserie der Säugethiere und eben so die zweite je einer von den vielen Zahnserien der Reptilien entspricht. Ein principieller Unterschied zwischen dem vielreihigen Reptiliengebiss und dem Säugethiergebiss besteht in ontogenetischer Beziehung nicht, da die Entwicklung der Zähne in allen Wirbelthierklassen, mit Ausnahme der Teleostier, im Princip dieselbe ist. Die Zahnentwicklung der letzteren unterscheidet sich nach den Angaben Hertwig's[1] dadurch »von derjenigen der Selachier (mit Ausschluss der Hautzähne derselben), Amphibien, Reptilien und Säugethiere, wo hinter den Zahnreihen die Oberhaut in Form einer zusammenhängenden Lamelle, einer Ersatzleiste, in das Schleimhautgewebe herabreicht, dass die jungen Zahnanlagen der Teleostier einzeln an zapfenartig in die Tiefe gewucherten Verlängerungen der Oberhaut (Ersatzzapfen) entstehen«. An einer anderen Stelle sagt Hertwig[2] ferner, dass »der Zahnwechsel der diphyodonten Säugethiere direkt von einem bei niederen Wirbelthieren vorhandenen polyphyodonten, während des ganzen Lebens stattfindenden Zahnwechsel abzuleiten sei«. Dieser Hertwig'schen Ansicht schließen sich Leche,

---

[1] Über das Hautskelett der Fische. Morphologisches Jahrbuch Bd. II.

[2] Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII. N. F. 1.

Kükenthal, Röse u. A. auf Grund der von ihnen über die Zahnentwicklung der Beutelthiere, Wale und Edentaten angestellten Untersuchungen vollkommen an. Alle drei Autoren haben nämlich die Anwesenheit von rudimentären Anlagen der zweiten Zahnserie bei allen den genannten Säugethierordnungen nachgewiesen und sind in Folge dessen zu dem übereinstimmenden Resultat gelangt, dass das zeitlebens persistirende Gebiss der Zahnwale, Edentaten und Beutelthiere der ersten Zahnserie der übrigen Placentalier entspricht, und dass bei den Beutelthieren sich nur der dritte Prämolar der zweiten Zahnserie vollständig entwickelt. Durch diese Untersuchungen sind nun alle die von der Annahme eines ursprünglich monophyodonten Zustandes der Säugethiere ausgehenden Hypothesen, wie dies schon Kükenthal[1] erwähnt hat, hinfällig geworden, so z. B. die Flower-Thomas'sche, die Baume'sche etc., aus welchem Grunde ich dieselben hier auch völlig übergehe. Ferner hat sich aber auch gezeigt, dass man zur Entscheidung der Frage nach dem Wesen der Säugethierbezahnung vor Allem die Entwicklungsgeschichte zu Rathe ziehen muss, und dass man sich lediglich auf anatomisch-physiologische Merkmale nicht verlassen darf, welche bisher allgemein die Stellung einzelner Zähne und auch ganzer Zahnreihen bestimmt haben.

Durch die genannten Untersuchungen hat also die Ansicht, dass das Gebiss der Säugethiere auf ein ursprünglich zum mindesten diphyodontes, wahrscheinlich aber sogar polyphyodontes Gebiss zurückzuführen ist, sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Ich greife aus diesem Anlass nochmals auf die Untersuchungen Leche's zurück, welcher an verschiedenen Stellen die rudimentären Anlagen sogar einer dritten Zahnserie nachgewiesen hat, z. B. bei dem dritten und vierten Prämolaren des Igels. Trotz dieser Befunde ist nun aber Leche zu einer anderen als der oben vertretenen Ansicht betreffs der phylogenetischen Entwicklung des Säugethiergebisses gekommen, indem er annimmt, dass »die zweite Dentition etwas erst von den Säugethieren Erworbenes und in progressiver, nicht in regressiver Entwicklung begriffen sei«. Leche sieht sich zu dieser Annahme veranlasst durch die Thatsache, dass sich die Anlagen der zweiten Zahnserie bei den Beutelthieren seit der Jura, wo bereits die gleichen Verhältnisse im Zahnwechsel derselben vorhanden gewesen sind, bis auf den heutigen Tag unverändert erhalten haben, was er, wenn es sich um eine Rückbildung handelte, nicht für möglich hält, weil sich dann »die Anlagen der verloren gegangenen Zähne seit jener Zeit immer wieder vollkommen nutzlos als rudimentäre Organe entwickelt hätten«. Wenn nun auch dieses Bedenken nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen ist, so kann man es in der gleichen Weise für unwahrscheinlich halten, dass sich seit der Jura die Anlagen der zweiten Zahnserie, mit Ausnahme des einen Prämolaren, immer wieder in nur so rudimentärer Art ausgebildet und seit dieser Zeit absolut keine Fortschritte in ihrer Entwicklung gemacht haben. Ich möchte desshalb die bei den Beutelthieren vorliegenden Verhältnisse nicht als ein Hindernis für die Annahme eines ursprünglich diphyodonten bez. polyphyodonten Zustandes der Säugethiere ansehen und die Nichtausbildung der zweiten Zahnserie, bis auf den dritten Prämolaren, bevor nicht mit absoluter Sicherheit das Gegentheil nachgewiesen ist, als eine Reduktionserscheinung auffassen, wie sie sekundär gerade in der zweiten Zahnserie sehr häufig auftritt.

---

[1] Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXVI.

Entspricht nun jede der beiden Zahnserien der Säugethiere den verschmolzenen Anlagen von mehreren Zahnserien der reptilienartigen Vorfahren, oder ist jede je einer derselben gleichwerthig? Die erstere Ansicht wird wiederum besonders von Röse[1] und Kükenthal[2] vertreten, welche somit die Concrescenztheorie nicht bloß auf ein und dieselbe Serie beschränken, sondern sie auch auf die Glieder mehrerer auf einander folgender Serien ausdehnen. Obgleich eine solche Anschauung schon aus diesem Grunde wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, — ganz abgesehen davon, dass auch in diesem Falle weder Röse noch Kükenthal Beweise für dieselbe beigebracht haben — so möchte ich doch auf einige entwicklungsgeschichtliche Thatsachen hinzeigen, welche in den Angaben Leche's enthalten sind, dass nämlich medialwärts von Zähnen, welche normalerweise keinen Nachfolger besitzen, doch die deutlichen, wenn auch rudimentären Anlagen der letzteren in vielen Fällen vorhanden sind. In diesem Sinne ist auch die von mir bereits oben mehrfach erwähnte, in Bildung begriffene rudimentäre Ersatzleiste am ersten Molaren des Schafes zu deuten (Fig. 5 *El*). Der Umstand also, dass an Stellen, wo sich niemals eine dritte resp. zweite Zahnserie entwickelt, doch die betreffenden Anlagen mitunter auftreten, beweist deutlich, dass eine Verschmelzung von Anlagen mehrerer Zahnserien, auch im Bereich der Molaren, nicht vorkommt, eine Thatsache, die ferner noch dadurch bestätigt wird, dass Leche auch die Reste einer »der ersten Dentition vorangegangenen älteren Zahngeneration« nachgewiesen hat. Die Befunde der Entwicklungsgeschichte sprechen also lediglich gegen die Annahme einer Verschmelzung von Anlagen mehrerer Zahnserien und somit gegen die Concrescenztheorie im weiteren Sinne.

---

[1] Über die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. Bd. X.

[2] Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXVI.

Obgleich man nun, wenn sich die Leche'schen Angaben über das Vorhandensein von Rudimenten einer der ersten Zahnserie vorhergegangenen älteren Zahnserie bestätigen, nicht annehmen darf, dass die erste und zweite Zahnserie der Säugethiere identisch ist mit der ersten und zweiten Zahnserie der Reptilien, so wird es doch dadurch nur um so wahrscheinlicher, dass die zwei Zahnserien der Säugethiere ebenfalls zwei Zahnserien und nicht einer größeren Anzahl verschmolzener Zahnserien der Reptilien entsprechen. Will man daher den Begiff einer Verwachsung oder Verschmelzung unbedingt beibehalten, so kann dies nur im physiologischen Sinne geschehen, indem man annimmt, dass das sonst zur Ausbildung einer ganzen Anzahl aus vielen einzelnen, einfach gebauten Zähnen bestehender Serien verwendete Material nun zur Ausbildung von bedeutend weniger, dafür komplicirter und widerstandsfähiger gebauten Zähnen benutzt wird, da ja, wie dies auch Hertwig[1] angiebt, mit »der zunehmenden Qualität die Quantität der Zahnanlagen abnimmt«.

Es fragt sich nun, welche von den beiden Zahnserien der Säugethiere, die erste oder die zweite, größere Reduktionserscheinungen zeigt?

Ganz allgemein wird die erste Zahnserie als diejenige betrachtet, welche als die schwächere und weniger leistungsfähige am frühesten einer fortschreitenden Rückbildung unterliegen werde, wie dies z. B. auch Schlosser[2] mit den Worten ausdrückt, dass »die Reduktion des Milchgebisses für alle Placentalier Gesetz zu sein scheine«, wobei allerdings zu bedenken ist, dass Schlosser die erst später durch Leche, Kükenthal und Röse festgestellten wahren Verhältnisse in den Gebissen der Edentaten, Zahnwale und eben so der Beutelthiere, welche für seinen oben citirten Auspruch maßgebend gewesen sind, noch nicht gekannt hat. In Folge der Untersuchungen der genannten drei Autoren ist man nun im Gegentheil berechtigt anzunehmen, dass es nicht die erste Zahnserie ist, an der sich eine deutliche Rückbildung in sehr vielen Fällen bemerkbar macht, sondern vielmehr die zweite. Denn überall da, wo es nur noch zur Ausbildung einer einzigen Zahnserie kommt, ist dies stets die erste Zahnserie, während die zweite entweder gar nicht, wie bei den Edentaten und Zahnwalen, oder höchst unvollständig, wie bei den Beutelthieren, sich entwickelt. Die Reduktion hat sich hier also nur auf die zweite Zahnserie beschränkt, während die erste Zahnserie dieselben Eigenschaften — lange Persistenz und Nichtersetztwerden —, wie sie im Allgemeinen der zweiten Zahnserie der Placentalier zukommen, zeigt. Im Gebisse der letzteren weist jedoch der hinterste Abschnitt desselben bereits das gleiche Verhalten auf, wie bei jenen drei Ordnungen das Gebiss in seiner ganzen Ausdehnung, d. h. es kommt daselbst ebenfalls nur die erste Zahnserie zur Entwicklung, welche an dieser Stelle von den Molaren repräsentirt wird, deren Zugehörigkeit zur ersten Zahnserie oben (p. 608) festgestellt worden ist. Die Reduktion hat somit auch hier die zweite Zahnserie zuerst betroffen, und dem entsprechend haben sich die betreffenden Glieder der ersten Zahnserie stärker entwickelt und zeigen vollständig die Eigenschaften, die im vorderen Theil des Gebisses bei der Hauptmasse der Placentalier den Gliedern der zweiten Zahnserie zukommen. Dieselben Verhältnisse, wie bei den Molaren, liegen auch für andere Theile des Gebisses bei verschiedenen Ordnungen der Säugethiere vor. So hat LECHE l. c. nachgewiesen, dass z. B. verschiedene zeitlebens persistirende und keine Nachfolger erhaltende Zähne des Igels, nämlich der dritte Schneide- und der zweite Backenzahn des Oberkiefers, sowie dritter Schneide-, der Eck- und der dritte Backenzahn des Unterkiefers, der ersten Zahnserie angehören, also den Molaren vollkommen gleichen.

---

[1] Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. VIII.

[2] Über die Deutung des Milchgebisses. Biolog. Centralblatt Bd. X.

Es finden sich demnach bei den Säugethieren sowohl zeitlebens persistirende Glieder der ersten, als auch der zweiten Zahnserie, und es ergiebt sich daraus, dass bei einer etwaigen Reduktion zuerst die zweite Zahnserie betroffen wird, worauf dann der betreffende Zahn der ersten Serie die physiologische Funktion des nicht mehr zur Ausbildung kommenden Ersatzzahns übernimmt, was natürlich eine stärkere Entwicklung des ersteren zur Folge hat. Die stärkere Ausbildung der zuletzt an der Zahnleiste entstehenden Zähne, gleichviel ob zur ersten oder zur zweiten Serie gehörend, resultirt also lediglich aus der Nichtentwicklung von ontogenetisch jüngeren Zähnen, indem das sonst für die letzteren nothwendige Bildungsmaterial jetzt mit auf die vorhergehenden, ontogenetisch älteren Zähne verwendet wird, so dass diejenigen Zähne, welche überhaupt keinen Nachfolger besitzen, wie die Molaren sämmtlicher Placentalier, die keinem Wechsel unterliegenden Zähne des Igels (der dritte Schneide- und der zweite Backenzahn des Oberkiefers, der dritte Schneide-, der Eck- und der dritte Backenzahn des Unterkiefers), und die sämmtlichen Zähne der

Beutelthiere (mit Ausnahme des dritten Prämolaren), Edentaten und Zahnwale, stets die absolut längste Persistenz, also die höchste Ausbildung und Leistungsfähigkeit zeigen.

Auch dann, wenn die endgültige Rückbildung eines Zahns im Gange oder schon vollendet ist, erhalten sich etwaige Rudimente stets nur in der ersten Zahnserie, während sie in der zweiten Zahnserie gänzlich verschwunden sind. Einem derartigen Verhalten begegnet man z. B. beim Pferde in Bezug auf die beiden nur kümmerlich entwickelten, häufig auch fehlenden Zähne, den sog. Haken und den sog. Wolfszahn; dessgleichen bei den Wiederkäuern, bei denen an den zahnlosen Stellen die ursprünglich daselbst vorhanden gewesenen Zähne ebenfalls nur noch in der ersten Zahnserie rudimentär angedeutet sind, nämlich die oberen Schneidezähne, sowie der erste obere und der erste untere Backenzahn lediglich in Form der Zahnleiste, der obere Eckzahn noch als eine differenzirte Anlage.

Aus alledem ergiebt sich, dass von einer das Milchgebiss oder besser gesagt, die erste Zahnserie zuerst betreffenden Reduktion keine Rede sein kann, dass diese vielmehr stets zuerst die zweite Zahnserie ergreift.

Leipzig, im Juni 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXVIII.

Sämmtliche Zeichnungen sind nach Frontalschnitten angefertigt; Fig. 1—4 bei 20facher, Fig. 6 u. 7 bei 30facher und Fig. 10—14 bei 235 facher Vergrößerung.

Fig. 1. Schafsembryo von 5,5 cm Länge. *Cd*, knospenförmige Anlage des oberen Eckzahns; *o.Zl*, obere, *u.Zl*, untere Zahnleiste; *o.Ll*, obere, *u.Ll*, untere Lippenfurchenleiste; *O.J*, Jacobson'sches Organ; *C.M*, Meckel'scher Knorpel; *Uk*, Unterkiefer; *Nh*, Nasenhöhle; *Z*, Zunge.

Fig. 2—4. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Die drei entsprechenden Schnitte folgen in annähernd gleichen Abständen auf einander und zeigen die in dorsaler Richtung vor sich gehende Differenzirung der oberen Zahnleiste in zwei über einander liegende Abschnitte (s. oben p. 575 u. 580). *Zk*, Zwischenkiefer; *C.St*, Stenson'scher Kanal; *aa.Zl*, die zur Abschnürung gelangende Portion der oberen Zahnleiste. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 1.

Fig. 2. Gegend des dritten oberen Schneidezahns.

Fig. 3. Gegend zwischen dem dritten oberen Schneide- und dem Eckzahn.

Fig. 4. Anlage des oberen Eckzahns mit deutlicher Papille.

Fig. 5. Schafsfötus von 20,0 cm Länge. Glockenförmige Anlage des ersten unteren Molaren. *P*, einfache, ungetheilte Papille. An der lingualen Seite der Epithelscheide die in Bildung begriffene rudimentäre Ersatzleiste *El* (s. oben p. 579). Vergr. 105.

Fig. 6—7. Schafsfötus von 43,0 cm Länge. Basaler Theil der Anlage des zweiten oberen Milchbackenzahns.

Fig. 6. Stelle zwischen der vorderen und hinteren Wurzel. *la.F* und *li.F*, labialer und lingualer Fortsatz der Epithelscheide.

Fig. 7. Stelle der späteren vorderen Wurzel, durch die daselbst in die Papille eintretenden Gefäße *G* markirt. *Es*, Epithelscheide.

Fig. 8. Schafsfötus von 22,0 cm Länge. Buccale Spitze des zweiten unteren Milchbackenzahns. *st.Z*, sternförmige Zellen; *ä.Z*, äußere Zellen des Stratum mucosum; *r.Z*, runde Zellen des Stratum corneum der Epithelscheide; *v.D*, verkalktes, *uv.D*, unverkalktes Dentin; *So*, Schmelzorgan; *O*, Odontoblasten; *Zs*, Zahnsäckchen. Vergr. 55.

Fig. 9. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. *ao.Zl*, abgeschnürter Theil der Zahnleiste im Bereich des dritten oberen Schneidezahns. Vergr. 530.

Fig. 10. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Abgeschnürte Zahnleiste mit großen runden Zellen (*St.c*) des Stratum corneum des Mundhöhlenepithels im Bereich des fehlenden ersten unteren Milchbackenzahns (s. oben p. 594).

Fig. 11. Schafsfötus von 12,5 cm Länge. Differenz zwischen dem labialen und lingualen Blatt *la.B* und *li.B* der Ersatzleiste an der Anlage des dritten unteren Milchbackenzahns *So*.

Fig. 12. Partie zwischen den beiden Linien α und β der Fig. 8. *G*, Gefäße des Zahnsäckchens; *Eg*, Gruppen von Zellen des äußeren Epithels. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Fig. 8.

Fig. 13. Schafsfötus von 54,0 cm Länge. Erster unterer Milchbackenzahn. *Cg*, Kapillarnetz des Zahnsäckchens *Zs* über und zwischen den Zellen des Schmelzorgans *So*; *Soh*, Schmelzoberhäutchen; *S*, Lücke des Schmelzes; *D*, Dentin.

Fig. 14. Schliff durch die Spitze eines Milchbackenzahns eines völlig ausgebildeten Rindsfötus. *Kc*, das der Schmelzoberfläche aufliegende regelmäßig angeordnete Bindegewebe des Zahnsäckchens *Zs*; *S*, Schmelz; *D*, Dentin; *G*, Gefäß.

Kentrochona Nebaliae n. g. n. sp., ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und dem Centrosoma.

Von

Dr. phil. **Jos. Rompel** S. J.
in Prag.

Mit Tafel XXXIX.

Im Februar dieses Jahres untersuchte ich Nebalia Geoffroyi M. Edw. Das Material war von der zoologischen Station in Triest an das zoologische Institut der hiesigen deutschen Universität geschickt worden. Bei der Untersuchung dieses interessanten Krebses erregte bald ein auf den Thoracalfüßen als Raumparasit angeheftetes Infusor meine Aufmerksamkeit. Ich beschloss dasselbe näher zu studiren und theile in dem vorliegenden kleinen Aufsatz die Ergebnisse meiner Studien mit.

Ich werde der Reihe nach den Bau, die Kerntheilung und die Knospung des kleinen Nebaliabewohners behandeln. Die Lückenhaftigkeit der Mittheilungen über Kerntheilung und Knospung hat ihren Grund vor Allem darin, dass das Objekt Anfangs weniger nach dieser Seite studirt wurde, später aber das Material ausging. Doch dürften sich auch so schon einige Punkte von dauernder Gültigkeit und von Interesse ergeben haben, welche eventuell durch eine Nachuntersuchung ergänzt werden sollen.

1. Der Bau der Kentrochona.

Die Gestalt der festgehefteten Kentrochona — ich gebrauche den Namen vorläufig, seine Begründung folgt später — ist so eigenthümlich, dass eine Verwechslung mit einem anderen Infusor aus der Reihe der bereits bekannten Formen wohl ausgeschlossen ist. Wenn sie trotz ihrer auffälligen Form bis jetzt unbeschrieben blieb, so dürfte dies in den äußeren Lebensbedingungen, denen sie unterworfen ist, leicht seine Erklärung finden. Das Infusor liegt nämlich den Flächen der

Epipodial- und Exopodialplatten des Wirthes völlig auf. Durch eine derartige Ansiedlung auf diesen Flächen ist der Parasit innig mit der Chitinhaut des Krebses verschmolzen und dem beobachtenden Auge entrückt. Zudem sind auch die Fußplatten, welche ihm als Unterlage dienen, sehr trüb, so dass er sich von diesen kaum sichtbar abhebt.

Zwar ist Kentrochona, wie ich mich mehrmals vergewisserte, auf Nebalia selbst auch vorhanden, doch lässt sie in diesem Zustand kein eingehendes Studium zu. Hingegen kann sie verhältnismäßig leicht wahrgenommen und studirt werden auf frisch durch Häutung abgeworfenen Chitinhäuten. Hat man sich an diesen vom Vorhandensein des Objekts überzeugt, so trennt man die einzelnen Fußplatten ab und erhält so Präparate, welche 20, 30 und mehr Objekte, einem dünnen hyalinen Chitinhäutchen aufgeklebt, enthalten. Ordnungslos liegen die einzelnen Individuen auf einer solchen Chitinfläche zerstreut. Ihr gegenseitiger Abstand ist nicht konstant, doch sah ich sie selten so dicht beisammen liegen, dass mehrere sich fast berührten.

Indess auch die frische Chitinhaut liefert nicht immer eine Ausbeute. Im hiesigen zoologischen Institut befanden sich im Februar zwei Aquarien mit Nebalia. Ich habe Kentrochona auf Nebalien beider Gläser angetroffen; aber später, sowohl Anfang März als auch Mitte April, wo ich frisch abgeworfene Chitinhäute und lebende Thiere in ziemlicher Anzahl untersuchte, war Kentrochona in beiden Aquarien nicht mehr zu finden.

Meine Beobachtungen sind zum Theil an lebenden, zum Theil an gehärteten und gefärbten Objekten gemacht worden. Die Fixirung wurde mit Chrom-Osmium-Essigsäure vorgenommen (1%ige Chromsäure 25 Vol., 1%ige Osmiumsäure 1 Vol., 2%ige Essigsäure 5 Vol., H_2O 69 Vol.), die Färbung mit Boraxkarmin. Die Objekte wurden überfärbt, dann mit salzsäurehaltigem Alkohol ausgewaschen, bis sich die einzelnen Inhaltsbestandtheile durch verschieden starke Färbung deutlich von einander abhoben.

Orientiren wir uns zunächst über die Gestaltsverhältnisse im Großen und Ganzen. Kentrochona ist dorsoventral, also parallel der Anheftungsfläche, stark abgeplattet. Im Folgenden wird die angeheftete Fläche immer als ventrale, die freie als dorsale bezeichnet werden. Wir erhalten so eine kurze und klare Ausdrucksweise für die Beschreibung; es soll aber mit dieser Bezeichnung vorläufig durchaus nicht gesagt sein, dass sie der von R. Hertwig[1] bei Spirochona gemmipara gebrauchten entspricht. — Die ventrale Seite liegt der Chitinhaut nicht unmittelbar auf, sondern mittels eines an den Seiten oft zackig ausgezogenen Gallertpolsters. Die lateralen Begrenzungslinien sind, vom hinteren Körperpol angefangen, zunächst ungefähr gleichläufig und begrenzen den »Körper«, schnüren sich dann stark gegen die Mediane ein und bilden den »Hals«, gehen endlich in sehr stumpfem Winkel oder gar in entgegengesetzter Richtung aus einander und umschließen das Peristom. Die vier dem Peristomsaum senkrecht aufgesetzten Stacheln geben dem Ganzen einen etwas bizarren Abschluss.

---

[1] R. Hertwig, Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1878.

Schon ein solch flüchtiger Blick auf das Objekt oder auf Fig. 1 dürfte zeigen, dass Kentrochona der besonders von R. Hertwig[1] näher erforschten Spirochona gemmipara sowie der von Plate[2] kurz beschriebenen Heliochona sessilis nahe steht. Näheren Aufschluss über morphologische Übereinstimmungen und Abweichungen wird ein tieferes Eingehen auf die einzelnen Theile unseres Objektes — Körper, Hals, Peristom — ergeben.

Der Körper ruht, wie schon angedeutet, auf einer gallertigen Unterlage. Es ist dies ein schon bei oberflächlicher Betrachtung in die Augen fallendes, in der Familie der Spirochoninen wenigstens in dieser Ausbildung der Kentrochona eigenthümliches Merkmal. Spirochona und Heliochona befestigen sich mit einem nur kleinen Theil ihres Körpers auf dem Wirth, Kentrochona liegt ihm mit ihrer ganzen Ventralseite flach auf und ist ihm bis zum Halse durch eine ausgeschiedene gallertartige Substanz wie aufgekittet. Durch die Beobachtung lässt sich freilich streng genommen nur feststellen, dass ein hyaliner, schwach kontourirter Streifen den Körper umgiebt (Fig. 1 u. 3). Die Kontouren dieses Streifens sind selten den lateralen Begrenzungslinien des Körpers parallel, vielmehr meistens in zwei bis vier verschieden lange Zacken ausgezogen. Es dürfte aber der Schluss berechtigt sein, dass die Gallerte sich auch auf der ventralen Seite befindet, ja dass sie eben hier ausgeschieden wird und an den Seiten gleichsam herausquillt. Dass auch die Dorsalseite, wie man etwa meinen könnte, von der Gallerte überzogen werde, und dass demnach der Körper der Kentrochona ganz in ein Gallertsäckchen eingehüllt sei, davon vermochte ich mich nicht zu überzeugen. Ich möchte eher die Rückenfläche für unbedeckt halten, zumal da dorsal eine über den vorderen Körper verlaufende Begrenzungslinie nicht beobachtet werden konnte, während man deutlich sieht, dass die Gallerte sich seitlich an die »Achseln« ansetzt. — Die beschriebene Unterlage erschien am lebenden Objekt strukturlos, nach Anwendung von Reagentien schwach trüb und feinkörnig.

---

[1] R. Hertwig, Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1878.

[2] L. Plate, Studien über Protozoen. Zool. Jahrb. Abth. für Anatomie etc. Bd. III. 1888.

Der Körper zeigt in der Flächenansicht eine U-förmig verlaufende, zarte Begrenzungslinie. Nach innen liegt ihr eine dünne Schicht von hellem Ektoplasma an. Von der Seite erscheint der Körper deutlich dorsoventral abgeplattet, doch zeigen sich die Großkernregion bedeutend, die Ersatzkernregion schwach vorgewölbt (Fig. 2). Ich muss hier bemerken, dass wegen der eigenthümlichen Befestigung des Objekts in der Regel nur eine dorsale resp. ventrale Ansicht möglich war; eine Profilansicht und eine Ansicht in der Richtung der Körperachse in das Peristom hinein erhielt ich nur einige Mal mehr oder weniger deutlich durch Faltung der Chitinhaut.

Das innere Protoplasma des Körpers tritt in dreifacher Ausbildung auf. Im unteren Drittel ist es sehr fein granulirt, die Körnchen liegen dicht beisammen. Der vordere Theil lässt bei hoher Einstellung, also dorsal, ebenfalls körniges Plasma erkennen, doch sind die Körnchen größer und minder dicht gelagert; bei tiefer Einstellung, also ventral, zeigt es einen mehr wabigen Aufbau, der durch dort befindliche zahlreiche kleinere Nahrungsvacuolen bedingt wird.

In der Mediane des Körpers befinden sich zwei vom Cytoplasma deutlich unterschiedene Gebilde, beide schon am lebenden Objekt ausgezeichnet wahrnehmbar, vorn der Großkern, mehr rückwärts der Ersatzkern.

Der ruhende Großkern hat im optischen Durchschnitt die Gestalt einer kreisrunden, fast hyalinen Scheibe. Man könnte zunächst an eine kontraktile Vacuole denken, doch eine Kontraktion ist nicht zu beobachten, und ein eingelagertes Korn von etwas anderem Brechungsvermögen (Nucleolus? Centrosoma?) sowie die Anwendung von Reagentien bürgen dafür, dass wir den Großkern vor uns haben. Die Anwendung von $1\frac{1}{2}$%iger Essigsäure zeigte zugleich eine auffallende Erscheinung. Der Großkern zerfiel bei manchen Exemplaren in zwei, selten drei scheinbar getrennte, aber dicht neben einander liegende kleinere Körper, deren einer viel trübere und körnigere Gerinnungsprodukte aufwies; es erinnert dies an ähnliche Ergebnisse bei Spirochona gemmipara. — Was die Lage des Großkerns betrifft, so ist zu bemerken, dass er den Körper gegen den Hals hin abschließt, den ventral gelegenen Mund nebst Schlundanfang überdeckt und, wie schon angedeutet, dorsal sich weit vorwölbt. Diese Vorwölbung wird zum Theil dadurch bedingt, dass der ruhende Kern, wie ich sicher beobachtet zu haben glaube, mit seiner Längsachse mehr oder weniger senkrecht zur Dorsalseite orientirt ist, welche Lage in später zu erörternder Weise bei der Kerntheilung sich ändert. Während man der Körpergestalt der Protozoen einen gewissen Einfluss auf die Form des Macronucleus zuschreibt[1], sieht man hier ein Beispiel, wie auch umgekehrt der Kern die Körpergestalt mitbedingt, indem er die dorsale Wölbung hervorruft.

Der nach hinten gelegene Ersatzkern bildet einen viel kleineren dorsalen Vorsprung. Auch der Ersatzkern steht ungefähr senkrecht zur Dorsalseite und macht den Eindruck einer von der Rückenfläche zur Bauchfläche gestreckten Spindel. In gefärbten Präparaten erscheint er in der gewöhnlichen Flächenansicht des Objekts als stark tingirter Fleck, der von einem helleren Kreisring umgeben ist, bei seitlicher Ansicht tritt die Spindelgestalt zu Tage und zwar sowohl bei der stark gefärbten Innensubstanz als bei dem hellen, diese umschließenden Rahmen (Fig. 1 u. 2).

Am lebenden Objekt sah ich in der Nähe der medianen Spindel oft einen zweiten spindelförmigen Körper. Dieser lag bald rechts, bald links von der Medianebene, stand auf dem Ersatzkern ungefähr senkrecht, und war mit seiner Längsrichtung nach einer der beiden Achseln orientirt. Demnach präsentirt sich dieses Gebilde in der Flächenansicht als Spindel, im Profil hingegen als Kreis oder kleine Ellipse. Doch während der Ersatzkern, die mediane Spindel, stets ein stark gefärbtes centrales Chromatinkorn aufweist und sich in gefärbten Präparaten sehr scharf und deutlich abhebt, ist die laterale Spindel seltsamer Weise an solchen Präparaten meist gar nicht zu sehen. Überhaupt tritt sie nie in gleicher Schärfe und Bestimmtheit hervor wie die erstere. Weiterhin bei Beschreibung der Knospung wird auf diese laterale Spindel zurückzukommen sein, auf eine Deutung ihres morphologischen Werthes gehe ich vorläufig überhaupt nicht ein.

Etwas auffallend dürfte es übrigens auch erscheinen, dass die mediane Spindel immer ungefähr dieselbe Stelle inne hat. Sie liegt immer etwas rückwärts von der transversalen, welche das feinkörnige und grobkörnige Plasma scheidet. Wie schon gesagt, halte ich die mediane Spindel für den Ersatzkern, der also nach meiner Beobachtung in Einzahl vorhanden ist.

Im Körper findet sich noch der Schlund. Er zieht als feiner Spalt unter dem Zellkern hin und krümmt sich immer in schwachem Bogen nach rechts, wo er zuletzt kaum sichtbar im Körper verläuft. Dieser gekrümmte Verlauf des Schlundes scheint allein die sonst so ausgeprägte bilaterale Symmetrie der Kentrochona in etwas zu stören.

---

[1] Vgl. Bütschli, Protozoa. III. Abth. p. 1496.

Der kurze und enge »Hals« ist nur ein Verbindungsstück zwischen Körper und Peristom. Betreffs der äußeren Begrenzung ist hier nachzutragen, dass sie von den Achseln an, also von da, wo die gallertige Unterlage des Körpers endigt, verhältnismäßig stark und scharf kontourirt ist. An den Achseln, d. h. am Beginn der Halseinschnürung, ragt das helle Ektoplasma öfters etwas tiefer nach innen.

Es erübrigt eine Beschreibung des Peristoms. Dasselbe ist bei Kentrochona bedeutend einfacher gebaut als bei Spirochona. Übrigens erinnert es der Gestalt nach an das einer noch jugendlichen oder bereits durch Knospung in etwas rückgebildeten Spirochona, nur ist es seitlich bedeutend mehr ausgezogen, als es in den angeführten Stadien bei Spirochona der Fall ist. Die Peristomanlage dürfte bei beiden Formen wohl die gleiche sein. Während aber bei Spirochona im Verlauf des Wachsthums sich ein Theil zur Bildung des Spiraltrichters einschlägt, wodurch eine allzu weite seitliche Ausdehnung verhindert wird, unterbleibt eine solche Bildung bei Kentrochona. Die verschiedene Befestigungsweise auf dem Wirth macht vielleicht den abweichenden Peristombau verständlich. Das breit ausgezogene Peristom der liegenden Kentrochona hatte bei der aufrecht stehenden Spirochona nicht genügenden Halt; statt der Flächenentwicklung nach außen tritt hier gleichsam eine innere Flächenentwicklung auf.

Das ganze Peristom entspricht nun bei Kentrochona wegen Mangels des sog. Spiraltrichters einem wirklichen Trichter, hat aber, wie das ganze Thier, eine starke dorsoventrale Kompression erlitten, so dass der Saum der Trichteröffnung nicht mehr kreisförmig, sondern elliptisch oder vielmehr, da auch auf der Dorsalseite noch eine leichte mediane Einsenkung vorhanden ist, bohnenförmig ausgezogen ist. Die ventrale und dorsale Peristomwand sind mithin weitflächig, während die lateralen Wände nur kurze Verbindungsstücke zwischen den beiden ersten bilden. In der Flächenansicht hat das Peristom Fächerform und schließt, je nachdem die seitlichen Begrenzungslinien völlig in entgegengesetzter Richtung oder nur unter einem sehr stumpfen Winkel verlaufen, einen Halbkreis oder einen etwas kleineren Kreisbogen ein (Fig. 1 u. 5).

Etwas schwierig ist es, die verschiedenen Kontouren, welche am und im Peristom beim Wechseln der Einstellung auftreten, richtig zu beurtheilen. Am lebenden Objekt ist der ventrale Peristomsaum am weitesten vorgelagert, seitlich geht er durch scharfe Krümmung in den dorsalen Saum über. Letzterer liegt indess viel weiter zurück, weil die dorsale Peristomwand nicht einfach horizontal liegt, sondern nach vorn schief aufsteigt (Fig. 1 u. 2). An den fixirten Präparaten scheint die dorsale Wand sich zu senken, so dass dann die vorderen Begrenzungslinien der Dorsal- und Ventralseite fast gleich weit nach vorn fallen (Fig. 5). — Eine kleine Strecke weiter nach innen verläuft an der ventralen Wand, ungefähr koncentrisch mit dem Saum, die Insertionslinie starker Wimpern. Auch diese Linie biegt an den Seiten auf die Rückenfläche um und ist nach meinem Dafürhalten dorsal völlig geschlossen, wenn sie auch dem dorsalen Peristomsaum nicht genau parallel zu laufen scheint. — Endlich treten bei mittlerer Einstellung noch zwei seitliche, nach innen vorgewölbte Linien auf. Es sind die inneren Begrenzungslinien der Peristomwand. Diese ist nämlich vom Saum bis zur Insertionslinie der Wimpern häutchenartig dünn, wird dann durch eine nach innen konvexe Krümmung ziemlich dick und schließlich an der Halsenge wieder dünner.

Am Peristom treten dreierlei verschiedenartig ausgebildete Anhängsel auf. Zuvorderst sind dem Peristomsaum vier Stacheln aufgepflanzt, zwei sind an der ventralen und zwei an der dorsalen Wand. Die ersteren sind etwas robuster und länger. Alle vier liegen in der Ebene der zugehörigen Wand und sind parallel der medianen Symmetrieebene des Thieres. Sie erscheinen scharf begrenzt und völlig hyalin. Meistens erhielt ich bei der Beobachtung den Eindruck, dass sie als leistenförmige Verdickung an der inneren Peristomwand bis zur Wimperinsertionslinie herablaufen. In einigen Fällen konnte ich indess davon nichts wahrnehmen. Da ich an den Stacheln nie die geringste Bewegung wahrnahm, ist mir ihre Bedeutung und Funktion nicht klar geworden. Wenn sie auch äußerlich den Saugtentakeln mancher Suctorien ähneln, so möchte ich sie doch denselben in keiner Weise an die Seite stellen.

Ein sehr lebhaftes Bewegungsspiel ist oft am Wimperkranz wahrzunehmen. Doch dürfte die Bezeichnung »Membranellenkranz« besser am Platze sein, denn die lebhaft bewegten, zuweilen aber auch ruhenden Gebilde erweisen sich bei starker Vergrößerung deutlich als beiderseits kontourirte, am distalen Ende nicht zugespitzte Stäbchen oder rechteckige Plättchen. Eine Auflösung der Membranellen in Wimpern durch Zusatz von Reagentien habe ich indess nicht beobachtet. Fig. 2 zeigt, dass der Membranellenkranz auf einem etwas vorspringenden Wall inserirt ist. In der Ruhe sind die Membranellen nach innen zum Schlund hin gerichtet; in der Bewegung zeigen sie sich von solcher Länge, dass sie bei einer Drehung von 180° um die Insertionslinie den Peristomsaum mit ihrem distalen Ende erreichen.

Die Bewegung der Membranellen wird bewirken, dass die Nahrung in den Trichter gezogen und dem Mund zugeführt wird, während die Bewegung der Kiemenfüße des Wirthes den Wechsel des umgebenden Wassers und die Zufuhr neuer Nahrung im Großen und Ganzen befördert. Doch dürfte daneben den Membranellen auch die Funktion eines Nahrungssiebes oder Nahrungsfilters zukommen. Der Peristomeingang ist nämlich sehr weit, Mund und Schlund aber sind sehr eng. Wäre nun zugleich mit dem Wasserstrom auch größeren, in diesem schwimmenden Körperchen der Eingang in das Peristom gestattet, so hätte das Thier damit erstlich keine brauchbare Nahrung gewonnen, sodann wäre durch Ablagerung solcher Substanzen im Peristom für brauchbare Nahrung der Zutritt zum Mund mehr oder weniger versperrt. — Ich kam zu dieser Ansicht und zur Aufstellung einer solchen Nebenfunktion der Membranellen durch öfteres und genaues Beobachten ihrer Bewegung.

Eigentliche Wimpern finden sich erst unterhalb des Membranellenkranzes; sie sind sehr zart und scheinen vorhanden zu sein bis zur Mundenge. Ob sie in gesetzmäßiger Anordnung oder zerstreut gestellt sind, ließ sich nicht ermitteln.

Fig. 1 zeigt in der Peristomwand rechts und links in symmetrischer Lage je drei Vacuolen. Es ist das nach meinen Beobachtungen ein ziemlich konstantes Vorkommen. In einigen Fällen sah ich allerdings nur je zwei oder auf der einen Seite zwei, auf der anderen drei. Eine Kontraktion wurde an diesen Vacuolen nicht beobachtet. Es dürfte aber trotzdem Manches für ihre Kontraktilität sprechen. Bekanntlich ist ja die Thätigkeit der kontraktilen Vacuolen bei den Meeresinfusorien meist eine sehr langsame. Die Lage in der Peristomwand und die Konstanz der Lage scheinen mir immerhin auf kontraktile Vacuolen hinzuweisen. Vielleicht findet auch die eben erwähnte Beobachtung von nur zwei Vacuolen auf einer Seite durch Annahme einer eben stattgehabten Systole ihre Erklärung.

Die Beschreibung der Kentrochona möge ihren Abschluss finden mit Angabe einiger Größenverhältnisse. Die Länge, den Gallertstreifen und die Stacheln nicht mitgerechnet, beträgt im Mittel gegen 40 μ, wovon auf den Körper etwas mehr als die Hälfte entfällt. Die Breite bleibt am Trichter kaum hinter der Gesammtlänge zurück, kann dann in der Halsgegend bis auf 5 μ zurückgehen, während der Körper wieder gegen 13—15 μ breit wird.

Die gegebene Beschreibung dürfte die Aufstellung eines neuen Genus in der Familie der Spirochonina rechtfertigen. Ich wählte den Namen Kentrochona mit Rücksicht auf die vier Stacheln am Peristom (κέντρον, Stachel). Die Species mag den Namen Kentrochona

Nebaliae[1] tragen mit Beziehung auf den Wirth. Sollte sich Nebalia nicht als einziger Wirth der Species erweisen, so ist sie doch immerhin derjenige, auf welchem Kentrochona zuerst gefunden wurde.

2. Die Kerntheilung.

Der ruhende Kern erscheint von der Dorsalseite im optischen Durchschnitt als Kreisfläche von ungefähr 7—8 μ Durchmesser. Mit Beginn der Theilung wird die Gestalt eine andere. Die Pole der entstehenden Kernfigur bilden sich nicht nach der Dorsal- und Ventralseite hin, in welcher Richtung, wie erwähnt, der ruhende Kern gestreckt ist, sondern nach den beiden Achseln zu. Die Achse der Kernfigur kommt also transversal zu liegen, und statt der früheren Kreisfläche haben wir nach völliger Ausbildung der Theilungsfigur eine Spindel von 13—14 μ Länge.

Die im Folgenden geschilderte Prophase der Kerntheilung wurde nur an gehärtetem und gefärbtem Material beobachtet. Die Färbung meiner Objekte war derartig, dass sich die einzelnen, sogleich näher zu besprechenden Theile leicht kenntlich von einander abhoben. In Fig. 4 ist diese Differenzirung der einzelnen Gebilde nach Möglichkeit wiedergegeben. Alle in dieser Figur abgebildeten Kernstadien wurden mehrmals beobachtet, ausgenommen diejenigen, welche in *g*, *i* und *l* dargestellt sind. Die Zusammenstellung der Stadien in der aus Fig. 4 ersichtlichen Reihenfolge, in welcher jedes folgende Bild eine etwas weitere Entwicklung des vorhergehenden darstellen dürfte, ist natürlich nicht objektiv ermittelt, wie aus dem Gesagten schon klar ist.

Das erste abgebildete Stadium dürfte schon nicht mehr vollständig dem ruhenden Kern entsprechen. Der Kernkreis zeigt auf der einen Seite eine kleine Einbuchtung, und in ihr zwei Körnchen gelagert, ein Bild, das ja nach den Forschungen der letzten Jahre auf den Kern der Kentrochona nicht beschränkt ist. Die zwei Körnchen sind etwas schwächer gefärbt als das Chromatin und von einem kleinen, nicht granulirten Plasmahof umgeben. An diesen helleren Plasmahof setzt sich dann nach außen das etwas roth angehauchte, körnige Protoplasma an. Das um den Hof gelagerte Protoplasma ließ keine Strahlung erkennen, auch keine stärkere Tinktion als das sonstige Cytoplasma, wesshalb ich mich der sonst für diese Dinge gebräuchlichen Namen Astrosphaere und Archoplasma enthalte. Die an der Einbuchtung oder am »Polfeld« des Kerns gelegenen Körnchen erweisen sich ihrem ganzen späteren Verhalten nach als Centrosomen, wesshalb ich sie fortan mit diesem Namen bezeichne.

---

[1] Bütschli spricht übrigens l. c. p. 1757 von einer Spirochona »an den Beinen von Nebalia«. Auf welchen Autor sich diese Angabe stützt, konnte ich leider nicht ermitteln, da mir die von Bütschli p. 1756 angegebene Litteratur nicht vollständig zugänglich war.

Die zwei Centrosomen sind im folgenden Stadium etwas weiter vom Kern weggerückt, und zwischen ihnen und dem Chromatin ist ein heller Ansatz aufgetreten (Fig. 4 *b*). Hell ist er im Vergleich zum Chromatin, doch ist er immerhin stärker gefärbt als das umliegende Cytoplasma. Ich bezeichne dieses neu auftretende Gebilde, indem ich die folgenden Phasen seiner Entwicklung und Gestaltung vor Augen habe, als Kernspindel, ohne indess mit diesem Namen etwas über die Genesis desselben aussagen zu wollen.

Die Kernspindel zieht sich zunächst nach der Seite, auf der sie zuerst sichtbar wurde, weiter aus; die beiden Centrosomen bleiben noch neben einander gelagert, werden aber weiter vom Chromatin entfernt (Fig. 4 *c*).

Die zwei folgenden Abbildungen (*d* und *e*) zeigen die Bildung des Gegenpols in Angriff genommen. Die Kernspindel erscheint, zunächst auch wieder als kleineres Stück, auf der anderen Seite des Chromatins, und gleichzeitig befindet sich das eine Centrosom auf dem Weg zum Gegenpol, während das andere seinen Platz behauptet. Der Gegenpol bildet sich vollständig aus, so dass dann beide Spindelspitzen mit je einem vorgelagerten Centrosom nach den Achseln des Thieres gerichtet sind (Fig. 4 *f*, *h*, *i*).

Wie wird der Gegenpol gebildet? Genauer, in welchem Lageverhältnis stehen Chromatin und Kernspindel während der Ausbildung des Gegenpols? Nach den vorliegenden Präparaten dürften überhaupt nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen. Entweder wird das von Anfang an ring- oder cylinderförmige Chromatin von der Kernspindel central durchbohrt, und diese wird so zur Achse des Chromatinhohlcylinders, oder die Kernspindel zieht sich unter dem ventral eingebuchteten Chromatinhalbcylinder her. Wenngleich die Stadien *d*, *e* und *f* der ersten Annahme mehr zu entsprechen scheinen, entscheide ich mich, gestützt auf Fig. 4 *g*, für die zweite, welche auch mit den vorhergehenden Kernbildern völlig harmonirt, wenn man nur in diesen das Chromatin ventral als nicht geschlossen annimmt. Dass aber dieser ventrale Verschluss im Chromatin nicht vorhanden ist, zeigt eben Fig. 4 *g*.

Übrigens kommt nach Ausbildung der Kernpole das Chromatin durch Umgreifen der Kernspindel einer geschlossenen Cylinderform immer näher. Das beweisen die zwei folgenden Kernbilder Fig. 4 *h* u. *i*. *h* ist wie alle vorausgehenden von der Dorsalseite aus gesehen, *i* aber von der Peristomöffnung aus, in beiden konnte eine meridionale Spalte oder Kluft im Chromatin nicht beobachtet werden. Ob thatsächlich auf diese Weise nachträglich ein völlig geschlossener Chromatinhohlcylinder zu Stande kommt, lasse ich unentschieden.

In Kernbildern, welche in der beschriebenen Weise ausgebildet waren, sah ich mehrmals an dem einen Pol das Centrosom bereits wieder getheilt (Fig. 4 *k*).

Es erscheint gewiss seltsam, dass niemals an beiden Polen zugleich die Centrosomen in verdoppelter Zahl auftraten.

Der Aufbau des Chromatins scheint ein einfacher zu sein. Dasselbe ist stets sehr stark tingirt und zeigt eine grobkörnige bis flockige Struktur, welche sich, so weit meine Beobachtungen reichen, in den einzelnen Stadien kaum ändert. Mehrfache Chromatinschleifen, wie sie für manche Protozoen (Actinosphaerium, Noctiluca u. A.) nachgewiesen wurden, zeigten sich hier nicht, was nach meiner Ansicht auf die angewandten Reagentien nicht zurückgeführt werden kann. Gegen die Kernspindel erscheint das Chromatin beiderseits durch dunkle, ziemlich breite Linien abgesetzt, besonders in den späteren Stadien; das starke Hervortreten dieser Linien dürfte als optische Erscheinung aufzufassen sein, hervorgerufen durch die Lage des Chromatins. Zuweilen erschienen auch Kernfiguren, welche das Chromatin nicht mehr gleichmäßig in der äquatorialen Zone vertheilt zeigten. Es war dann mehr oder weniger an den Rändern dieser Zone gelegen, während die Mitte bedeutend heller war (Fig. 4 *l*). Nur einmal fand ich einen Kern von typisch hantelförmiger Gestalt. An den beiden Enden befand sich je eine helle Masse kappenförmig angesetzt, die Pole der Kernspindel; ihr waren gegen die Mitte zu beiderseits größere Chromatinkörner angelagert, und diese waren durch ein stark eingeschnürtes, stabförmiges, aber ziemlich kurzes Stück verbunden.

Damit schließen leider meine Beobachtungen über die Kerntheilung. Die Präparate zeigen weiterhin die Theilung als vollzogen; der eine Tochterkern befindet sich bereits in der Knospenanlage, während der andere im Mutterthier etwas seitlich gelegen ist. Es sind hier keinerlei Eigenthümlichkeiten vorhanden, um auf vorausgehende Stadien irgendwie zurückschließen zu können.

Aus dem Dargelegten folgt zunächst an Thatsächlichem:

1) Das bereits für mehrere einzellige Organismen nachgewiesene Centrosom tritt auch bei Infusorien auf. Es dürfte hier, so weit ich die Litteratur kenne, zum ersten Mal das Vorhandensein des Centrosoms bei dieser Protozoengruppe dargethan sein. Die Zukunft wird entscheiden müssen, ob das Centrosom bei den Infusorien allgemein

verbreitet ist. Die bisherigen negativen Befunde liefern wohl keinen durchschlagenden Beweis für ein Nichtvorhandensein, wenigstens lässt sich dies negative Ergebnis nach meinen Darlegungen nicht mehr verallgemeinern. Die Centrosomen der Kentrochona scheinen, wenn wir neuere Forschungen über ihr Auftreten zum Vergleich heranziehen sollen, mehr denen der Noctiluca miliaris[1] in ihrem Verhalten ähnlich zu sein, während sie dem übrigens noch nicht ganz klar gestellten Centrosom der Diatomeen[2] weniger entsprechen.

2) Mit Rücksicht auf die nur an einem Pol stattfindende Theilung des Centrosoms während der Kerntheilung ist zu konstatiren, dass die Theilung des Centrosoms nicht direkt mit der Theilung des Kerns oder gar, wie Manche zu wollen scheinen, mit der Längsspaltung der Kernsegmente Hand in Hand geht. Es sei hier auch darauf hingewiesen, dass die neueren Ergebnisse der Auffassung von einer fast schematischen Gleichheit und Übereinstimmung der Centrosomen[3] in den verschiedenen Zellen wenig günstig sind.

3) Meine Befunde scheinen mir durchaus gegen eine neuerdings von Watase[4] ausgesprochene Ansicht zu sein. Nach Watase ist das Centrosom kein besonderes Gebilde der Zelle, sondern nur ein größeres Mikrosom; es unterscheidet sich von den Mikrosomen nicht qualitativ, sondern nur quantitativ. Das Centrosom bei Kentrochona in Parallele zu bringen mit den Mikrosomen dürfte kaum angehen. Dass die dem Centrosom näher liegenden Mikrosomen größer sind als die entfernteren, konnte ich nirgends wahrnehmen.

4) Aus der geschilderten Prophase der Kerntheilung lässt sich entnehmen, dass diese als eine mitotische aufzufassen ist. Es dürfte nicht überflüssig sein darauf hinzuweisen, dass es sich demnach hier bei der Knospenbildung um eine indirekte Kerntheilung handelt.

Noch einige Bemerkungen mehr hypothetischer Natur. Man scheint sich in der jüngsten Zeit immer mehr der Annahme zu nähern, dass in der Zelle mit ruhendem Kern bereits zwei Centrosomen vorhanden sind, eine Annahme, welcher ich mich nach meinen Beobachtungen nicht anschließen möchte. Auch die oben erwähnten Beobachtungen Lauterborn's bei den Diatomeen scheinen nicht dafür zu sprechen. Ich erinnere hier an die bereits mitgetheilte Beobachtung, dass nach völlig ausgebildeter Kernspindel bei Kentrochona die Centrosomen mehrmals an dem einen Pol in Zweizahl, an dem anderen in Einzahl vorhanden waren, nie aber an beiden Polen in Zweizahl auftretend beobachtet wurden. Ich bin geneigt, diese Erscheinung folgendermaßen zu deuten:

---

[1] C. Ishikawa, Über die Kerntheilung bei Noctiluca miliaris. Berichte der naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. VIII. 1894.

[2] R. Lauterborn, Über Bau und Kerntheilung der Diatomeen. Verhandl. des naturh.-med. Ver. zu Heidelberg. Bd. V, 2. 1894.

[3] Vgl. die ähnliche Bemerkung von G. Karsten, Über Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum. Berichte der deutsch. bot. Ges. Bd. XI, 10. 1893.

[4] S. Watase, Homology of the centrosome. Journal of morphology. VIII, 2, 1893; citirt nach dem zool. Centralblatt.

Das Auftreten zweier Centrosomen ist ein Vorgang, der zur momentan vor sich gehenden Kerntheilung in gar keiner Beziehung steht, es wird damit vielmehr schon eine folgende Kerntheilung vorbereitet oder auch eingeleitet. Werden beide aus der momentan vor sich gehenden Kerntheilung resultirenden Tochterkerne sich sehr bald wieder theilen (im embryonalen Gewebe), d. h. treten die Tochterkerne kaum oder überhaupt nicht in ein Ruhestadium, so wird bereits während ihrer Bildung die nächstfolgende Kerntheilung jedes Tochterkerns durch Bildung von je zwei Centrosomen an jedem Kernpol inaugurirt. Da zum Studium der Kerntheilung und der Centrosomen mit Vorliebe Zellen gewählt werden, welche sich reichlich theilen, dürfte sich aus dem Gesagten die herrschend werdende Ansicht, dass mindestens zwei Centrosomen konstant vorhanden seien, erklären. Werden hingegen die entstehenden Tochterkerne sich nicht bald wieder theilen oder überhaupt nicht mehr theilen, d. h. treten die Tochterkerne für längere Zeit oder für immer in ein Ruhestadium, so werden sich auch die polständigen Centrosomen nicht theilen, sondern in Einzahl in der neu entstehenden Zelle auftreten. Eine Theilung wird erst stattfinden vor einer eventuell wieder beginnenden Kerntheilung.

Kentrochona ist, vorausgesetzt dass die gemachte Beobachtung bei Prüfung eines reichhaltigeren Materials sich als einer gesetzmäßigen Erscheinung entsprechend herausstellt, ein Beispiel für beide entwickelte Fälle zugleich. Der eine in Bildung begriffene Tochterkern geht in die Knospe und wird sich längere Zeit hindurch — während des Schwärmens, Festsetzens und Heranwachsens der Knospe — nicht theilen, es ist aber auch nur ein Centrosom nachweisbar, wie es die obige Entwicklung verlangt. Der andere Tochterkern bleibt im Mutterthier, welches fortgesetzt eine Knospe nach der anderen bildet; dieser Kern wird demnach einer baldigen Theilung unterliegen, er erhält folglich auch schon von Anfang an zwei Centrosomen; während der Metaphase oder Anaphase der sich vollziehenden Kerntheilung wird durch Theilung des Centrosoms die Prophase der folgenden Kerntheilung schon vorbereitet.

Kernspindel und Centrosomen scheinen bei Ausbildung des Gegenpols in einer gewissen Korrelation zu stehen. Dabei drängt sich die Frage auf, ob das Centrosom auf die Spindel oder umgekehrt die Spindel auf das Centrosom aktiv einwirkt. Zu beobachten und mit Sicherheit zu konstatiren ist eine solche Einwirkung überhaupt nicht, soll indess eine solche angenommen werden, so würde Fig. 4 *d—f* mehr für eine aktive Einwirkung der Kernspindel auf das Centrosom sprechen.

Wie schon erwähnt, zeigte die Kernspindel keine Streifung, es waren aber in ihr feine Körnchen in ziemlich weiten Abständen wahrnehmbar. Ich glaube, dass ihr die »Centralspindel« LAUTERBORN's bei den Diatomeen sowohl morphologisch als funktionell nicht ferne steht; auch die »Endplatten« R. HERTWIG's beim Kern der Spirochona gemmipara dürften sich vielleicht als etwas Ähnliches herausstellen.

Schließlich muss hier noch auf die von BÜTSCHLI angeregte Frage[1], ob nicht die sog. Mikronuclei der Infusorien mit den Centrosomen verwandt seien, in Kürze eingegangen werden. Die Frage scheint durch die Untersuchungen bei Kentrochona eine verneinende Antwort zu erfahren, da nebst den Centrosomen, welche von ganz bestimmtem Aussehen sind, ganz bestimmte Beziehungen zu dem sich theilenden Kern zeigen und schwach färbbar sind, ein ganz andersartiger Ersatzkern vorhanden ist, der eine sehr ausgesprochene Färbbarkeit besitzt. Diese Auffassung wird durch die Thatsache, dass Spirochona gemmipara nach R. HERTWIG drei Ersatzkerne besitzt, wohl kaum alterirt werden. Denn die Annahme, dass im Vergleich zu den drei Ersatzkernen der Spirochona bei Kentrochona zwei davon während der Kerntheilung als Centrosomen funktioniren, während der dritte konstant seine Lage entfernt vom Großkern beibehält, dürfte doch eine sehr gewagte sein.

3. Die Knospung.

Die Kerntheilung ist schon vorgeschritten, von einer Knospenanlage ist aber im Cytoplasma kaum etwas wahrzunehmen. Die Anregung zur Knospenbildung scheint also hier im Gegensatz zu der gewöhnlichen Annahme[2] nicht vom Protoplasma, sondern von dem in Theilung begriffenen Zellkern auszugehen. Die Knospenanlage zeigt sich äußerlich zuerst als ein an einer Achsel vorspringender Höcker (Fig. 3). Zugleich nimmt man nach hinten das Auftreten der oben hinlänglich besprochenen, seitlich vom Ersatzkern gelegenen Spindel wahr, und zwar auf der gleichen Seite. Man wird nach dem Gesagten vielleicht geneigt sein, dies Gebilde für den Ersatzkern der Knospe zu halten, der vom Ersatzkern des Mutterthiers gebildet würde. Möglich ist das, aber ob es wahrscheinlich oder wirklich so ist, vermag ich nach den vorliegenden Präparaten nicht zu entscheiden.

---

[1] BÜTSCHLI, Über die sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. Bd. IV, 5, 1892; vgl. auch die schon citirte Abhandlung von R. LAUTERBORN.

[2] BÜTSCHLI, Protozoa, III. Abth., p. 1888; vgl. auch die ebenda p. 1893 citirte Ansicht von R. HERTWIG.

In ihrer weiteren Entwicklung erhebt sich die Knospe nicht viel über das Mutterthier, eine sie nach beiden Seiten abgrenzende Linie greift vielmehr in letzteres hinein (Fig. 5). Deutlich wurde beobachtet, dass vom Peristom nichts in die Knospe herübergenommen wird. Die Knospung besagt also bei Kentrochona eigentlich eine Längstheilung des Körpers (im engeren Sinn), doch so, dass auch vom letzten Drittel des Körpers nichts mehr in die Knospe übergeht.

Schließlich hängt die Knospe nur noch basal dem Mutterthier fest an. Ich beobachtete, wie sie sich dann unter ziemlich lang anhaltender, kreisender Bewegung loslöst und im Wasser davon schwärmt. Fig. 6 stellt ungefähr eine lebende, eben abgeschnürte Knospe dar. Die Zeichnung ist allerdings nur nach einer flüchtigen Skizze, welche ich gleich nach der Beobachtung entwarf, ausgeführt und danach zu beurtheilen. Sie zeigt drei kleine helle Kreise, in einer Reihe gelegen, wahrscheinlich Vacuolen, außerdem oben und unten ein abgegrenztes dunkleres Feld. An dem oberen war lebhafte Wimperbewegung zu beobachten, so dass die Annahme gerechtfertigt erscheint, an dieser Stelle werde sich später das Peristom ausbilden. Der Kern tritt an gefärbten, noch nicht abgelösten Knospen deutlich hervor. Über das weitere Schicksal der Knospe habe ich nichts ermittelt.

Kentrochona zeigt nach der Abschnürung einer Knospe Anfangs eine taschenförmige Einsenkung. Dieselbe kann aber wieder ausgeglichen werden. Die Knospung tritt an beiden Achseln auf, und zwar, wie es scheint, regelmäßig alternirend. Ein durch fortgesetzte Knospenbildung eintretendes Erschöpfungsstadium wurde öfters beobachtet. Ich sah Thiere ohne Stacheln, mit halb oder ganz rückgebildetem Peristom, mit nicht ausgeheilten Achseltaschen. Zuletzt theilen sich zwei Knospen in den Großkern und das noch lebenskräftige Plasma. Fig. 7 *a* und *b* zeigen, wie zwei Knospen den Resten des Mutterorganismus aufsitzen; die eine scheint sich etwas früher abzulösen als die andere, worauf auch Fig. 7 *b* hindeutet, so dass dann schließlich ein Bild ähnlich Fig. 7 *c* entsteht, welches mir bei meinen Beobachtungen mehrmals begegnete[1]. Die zurückbleibenden Plasmareste werden, wie ähnliche Reste anderer knospenden Peritrichen und Suctorien, sich nicht weiter entwickeln. Bemerkenswerth ist es, dass sich in diesen Plasmaresten fast immer der Ersatzkern, mehr oder weniger degenerirt, vorfindet; zuweilen war auch noch die seitlich von ihm gelegene Spindel, doch ohne scharfe Kontouren, wahrzunehmen.

---

[1] Über das ähnliche Verhältnis bei Spirochona gemmipara vgl. Bütschli, l. c. p. 1581.

Die Knospung tritt augenscheinlich stark auf, wenn Nebalia sich gehäutet hat. Es gilt dann eben, einen neuen Wohnsitz aufzufinden. Doch habe ich konstatirt, dass die Knospung nicht auf diese Zeit beschränkt ist, Knospenbildung tritt vielmehr auch bei solchen Individuen auf, welche der lebenden Nebalia angeheftet sind.

Ich habe zum Schlusse noch die sehr angenehme Pflicht, dem Vorstand des zool. Instituts der hiesigen deutschen Universität, meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Hatschek auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen sowohl für die freundliche Beschaffung des Materials als auch für die gütige Unterstützung und Belehrung, welche er mir bei meinen Untersuchungen reichlich zukommen ließ.

Die vorliegende Arbeit war Ende Mai fertig gestellt und sollte abgeschickt werden, da erschien die große und inhaltreiche Arbeit Heidenhain's über die Centralkörper[1]. Da ich anderweitig sehr beschäftigt war, brauchte es längere Zeit, bis ich die über 300 Seiten starke, sehr lehrreiche Arbeit ganz eingesehen hatte. Es kann nicht meine Absicht sein, hier näher auf die Ergebnisse derselben einzugehen. In diesem kurzen Zusatz sei nur darauf hingewiesen, dass Heidenhain gleichfalls zu dem Resultat kommt, auch während der Zellenruhe könnten unter gewissen Umständen Centrosomen neu gebildet werden, überhaupt folge das »Mikrocentrum« (d. h. der Komplex der Centrosomen einer Zelle mit der als Brücke zwischen den Centrosomen sich befindenden Centralspindelanlage) einem von den Erscheinungen der Mitose zum Theil unabhängigen Bildungsgesetz (p. 485). Gegenüber der von Heidenhain ausführlich erörterten Frage der Herkunft und des Heimatrechtes der Centralkörper[2] kann ich nur sagen, dass Kentrochona gesonderte Gebilde in ihrem Zellenprotoplasma aufweist, welche morphologisch und funktionell vom Ersatzkern abweichen, funktionell aber mit den Centrosomen anderer Zellen völlig übereinstimmen. Diese Gebilde sind demnach als Centrosomen aufzufassen und zu bezeichnen. Wenn meine Beobachtung, dass bei einem Infusor nebst dem Ersatzkern auch Centrosomen vorkommen, sich bei weiterer Untersuchung als richtig erweist, so ist klar, dass die von **Bütschli** begründete, von **Heidenhain** ausführlich dargelegte Hypothese, wonach die Centralkörper mit dem Mikronucleus der Infusorien in verwandtschaftlicher Beziehung stehen, nicht haltbar ist.

---

[1] M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLIII, 3. 1894.

[2] M. Heidenhain, l. c. p. 680—695.

Ohne für die Ansicht Derer eintreten zu wollen, welche die Centralkörper vom Zellkern herleiten, möchte ich doch an dieser Stelle noch einmal auf die schon citirte Arbeit von G. **Karsten** hinweisen (vgl. oben p. 629)[1]. Die Befunde dieses Forschers an einem botanischen Objekt, dem sporogenen Gewebe von Psilotum triquetrum, haben große Ähnlichkeit mit denen **Brauer**'s[2] bei Ascaris megalocephala univalens. Der **Brauer**'sche Fall der Auffindung der Centrosomen im Kern hört damit auf, der einzig beobachtete dieser Art zu sein. Diese Beobachtungen zeigen eben, dass das Verhalten der Centrosomen in der ruhenden Zelle noch nicht aufgeklärt ist. Bis jetzt dürfte die Annahme die begründetste sein, welche beides für wahrscheinlich hält: ruhende Zellen mit dem Centrosoma im Kern und ruhende Zellen mit dem Centrosoma im Cytoplasma. Eine schematische Übereinstimmung der Verhältnisse in diesem wie auch in anderen die Centrosomen betreffenden Punkten zu verlangen und zu statuiren, dürfte den Thatsachen nicht entsprechen.

Prag, den 17. Juni 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXIX.

Die Beobachtungen wurden gemacht mit **Reichert** Obj. 9, Oc. 2, die an gefärbten Präparaten wurden ergänzt mit **Zeiss** homog. Immersion 1/18. Die Figuren wurden ohne Zeichenapparat hergestellt und in beliebiger Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 1. Nach dem lebenden Objekt. Dorsale Ansicht.

Fig. 2. Medianschnitt, schematisch nach mehreren Profilansichten von gefärbten Präparaten.

---

[1] Vgl. übrigens J. E. **Humphrey**, Nucleolen und Centrosomen. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XII, 5. 1894.

[2] **Brauer**, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

Fig. 3. Körper (im engeren Sinn) mit Knospenanlage an der rechten Achsel, nach dem lebenden Objekt; der Kern ist nach einem das gleiche Stadium zeigenden gefärbten Präparat schematisch eingetragen.

Fig. 4 *a*—*l*. Beobachtete Stadien der Kerntheilung. Chromatinstruktur etwas schematisch, nach gefärbtem Material; nähere Erklärung im Text.

Fig. 5. Thier mit fast reifer Knospe, nach gefärbtem Material.

Fig. 6. Losgelöste Knospe, nach einer flüchtigen Skizze des lebenden Objekts später zum Theil schematisch ausgeführt.

Fig. 7. Drei durch Knospung erschöpfte Thiere mit den resp. der letzten Knospe nach gefärbtem Material.

Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden.

Von

M. v. Lenhossék in Würzburg.

Mit 2 Figuren im Text.

Die Cephalopoden nehmen unter den Mollusken eine hervorragende Stellung ein, und diese hohe Entwicklungsstufe kommt vielleicht in keinem anderen Organsystem in dem Maße zum Ausdrucke, als in den Sinnesorganen. Diese Thiere besitzen ein wohlentwickeltes Geruchsorgan (entdeckt von v. Kölliker[1] im Jahre 1844), bei den meisten Formen in Gestalt eines kleinen von Sinneszellen ausgekleideten, auf jeder Seite hinter dem Auge gelegenen Grübchens, an das ein besonderer Nerv vom Gehirn her herantritt; sie sind ausgestattet mit einem ansehnlichen Gehörorgan, das aus einem Epithelsäckchen besteht, zwei Nervenendstellen: eine Macula und eine Crista acustica aufweist, im Inneren Otolithen birgt und ähnlich wie bei den Wirbelthieren, in die knorpelige Schädelkapsel eingeschlossen ist. An allen Stellen ist die Haut versehen mit Tastnerven, am reichlichsten in den Tentakeln, wo sich, wie ich mich unlängst überzeugt habe, auch typische epidermale Sinnesnervenzellen finden. Aber kein anderes Sinnesorgan trägt eine solche Vollendung zur Schau wie das Auge, und man muss Lang[2] Recht geben, wenn er sagt, dass das Auge der dibranchiaten Cephalopoden »zu den höchstentwickelten des ganzen Thierreiches gehört«. Dieses Auge überrascht den Beobachter durch seine Größe, durch seine reiche innere Ausgestaltung, vor Allem aber durch den Anschluss in seinem Bau an den Typus des Wirbelthierauges. Es ist von kugeliger Form, bei stattlichen Exemplaren von Sepia, Eledone oder Octopus größer als ein Menschenauge. Es besitzt eine durchsichtige Cornea, die freilich bei vielen Formen (den sog. Oigopsiden) einen kleinen Defekt aufweist, wodurch die vordere Kammer mit dem umgebenden Medium kommunicirt, eine bewegliche, mit einem Ringmuskel versehene, in der Mitte durchbrochene Iris, eine schöne Linse, eine Netzhaut und eine Sclerotica, die wie etwa die vieler Ichthyopsiden, Sauropsiden und auch Monotremen, knorpelig ist; in der Familie der Octopoden fehlt auch äußerlich um die Cornea herum eine ringförmige muskulöse Hautfalte nicht, die durch ihre Zusammenziehungen das Auge vollkommen zu schließen vermag, eine Art Augenlidbildung. Dass sich anstatt des Glaskörpers eine wasserklare Flüssigkeit findet, sowie dass an Stelle eines strangförmigen Nervus opticus zahlreiche, in das Auge von hinten eindringende Nervuli optici vorhanden sind, bildet wohl keinen wesentlichen Unterschied, dagegen sind das Fehlen eines Accommodationsmuskels, einer Chorioidea und der Mangel äußerer Augenmuskeln als eingreifendere Differenzpunkte zu bezeichnen.

---

[1] A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. p. 107.

[2] A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 3. Abtheilung. Jena 1892. p. 750.

Bei dieser vorgeschrittenen morphologischen Organisation des Auges muss es gewiss von hohem Interesse sein, einen Blick zu werfen auf den feineren Bau des wesentlichsten, das Licht percipirenden Theils des Sehorgans, der Netzhaut und namentlich zu untersuchen, ob diese auch nach dem Typus der Vertebratenretina gebaut ist. Es war mir unlängst vergönnt, das Interesse, das diese Frage in mir erregte, in vollem Maße befriedigen zu können, Dank einem mehrwöchentlichen Aufenthalte an der k. k. österreichischen Zoologischen Station zu Triest. Es ist mir vor Allem eine angenehme Pflicht, bei dieser Gelegenheit dem hohen k. k. österreichischen Ministerium für Kultus und Unterricht für die Gewährung des Arbeitsplatzes, Herrn Hofrath Prof. C. Claus für sein empfehlendes Votum und Herrn Dr. Gräffe, dem Inspektor der Zoologischen Station, für die Liebenswürdigkeit, die er mir während meines Triester Aufenthaltes bewiesen hat, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Von den verschiedenen Cephalopodenarten, die mir in beliebiger Menge zur Verfügung standen, habe ich namentlich Sepia und Eledone benutzt und meine Untersuchungen beziehen sich direkt auf die Netzhaut dieser Thiere, können aber wohl in den principiellen Punkten ohne Bedenken auf die aller dibranchiaten Cephalopoden ausgedehnt werden. Wie alle meine Vorgänger auf diesem Forschungsgebiet, habe ich die Netzhaut vor Allem an feinen senkrechten und horizontalen Schnitten untersucht, die ich mit den verschiedensten Farbstoffen behandelt, theilweise auch, zur Entfernung des sehr störenden Pigments, nach Grenacher's Vorgang der Einwirkung verdünnter Salpetersäure unterworfen hatte, desgleichen habe ich zum Studium der Form der Elemente vielfach Zerzupfungen von Schnitten vorgenommen. Daneben bediente ich mich aber noch einer Methode, die, so viel ich weiß, zu diesem Zweck noch von Niemandem angewendet wurde, und wenn ich dem bisher Bekannten etwas Neues zuzufügen in der Lage bin, so verdanke ich dies in erster Reihe diesem Verfahren. Dieses Verfahren ist die GOLGI'sche Methode.

Wenn das Auge in seinem ganzen Habitus eine so große Ähnlichkeit mit dem Auge eines Wirbelthieres zeigt, so muss nun allerdings bezüglich der Netzhaut gesagt werden, dass diese in ihrer feineren Struktur von der Vertebratenretina wesentlich abweicht. Sie ist nach einem viel einfacheren Plane gebaut. Bei den Wirbelthieren baut sich die Netzhaut, wie zart und dünn sie auch sei, doch aus einer Anzahl distinkter, flächenhaft ausgebreiteter, wunderbar differenzirter Zellenreihen auf, die von einander durch zellenlose, bloß durch die Verästelungen der Zellenausläufer ausgefüllte Schichten getrennt sind. Die Elemente der mittleren von diesen Zellenlagen erreichen mit ihren Fortsätzen weder die äußere noch die innere Oberfläche der Netzhaut, wir haben es hier also nicht mit einer scheinbaren, etwa bloß durch die verschiedene Stellung der Kerne veranlassten, sondern mit einer richtigen Schichtung, einem richtigen Übereinander der Elemente zu thun.

Nicht so bei den Cephalopoden. Hier stellen die wesentlichsten Bestandtheile der Retina, die Sehzellen, wie wir sie mit CARRIÈRE[1] nennen wollen, schmale, lang ausgestreckte Elemente dar, die palissadenförmig neben einander angeordnet, die Netzhaut senkrecht in ihrer ganzen Dicke durchsetzen, mit dem inneren Ende, dem »Stäbchen«, an die homogene Membran heranreichen, die die Höhlung der Netzhaut überzieht, mit dem anderen, dem proximalen Ende, zu den Opticusfasern in Beziehung treten, die sich von der hinteren konvexen Seite her über die Netzhaut vertheilen. Man kann in diesem Sinne die Cephalopodennetzhaut als einschichtig bezeichnen. Diese wichtige Thatsache ist zuerst von BABUCHIN[2] in einer ausgezeichneten, hier in Würzburg entstandenen Arbeit begründet worden. BABUCHIN führte auf Grund mühsamer Isolationen den Nachweis, dass »die stäbchenförmigen Gebilde, die Pigmentklümpchen und die Zellen, welche nach außen liegen, ein Ganzes bilden«, mit anderen Worten, dass die hinter einander liegenden Gebilde von der Innenfläche der Netzhaut her bis zu den Nervenfasern als Bestandtheile je einer einzigen Zelle zusammengehören. Indess fehlt es noch der BABUCHIN'schen Mittheilung in dieser Beziehung an Sicherheit und Klarheit. Erst in der wirklich als klassisch zu bezeichnenden Arbeit Grenacher's[1] finden wir diesen fundamentalen Sachverhalt bestimmt dargestellt und auch bildlich klar wiedergegeben. Hensen hatte vor Grenacher in seinem umfassenden und mit Recht so berühmten Aufsatz über das Auge verschiedener Mollusken[2] die Netzhaut der Cephalopoden als mehrschichtig hingestellt, ja er unterschied darin nicht weniger als sieben Lagen, die er wieder in zwei Gruppen, ein Stratum epitheliale und ein Stratum conjunctivum theilte. Grenacher hat nun gezeigt, dass diese Schichtung in der Hauptsache nur eine scheinbare ist, sie wird dadurch hervorgerufen, dass alle Sehzellen in gleichen Höhen theils gewisse Formdifferenzirungen, theils auch Pigmenteinlagerungen zeigen, die durch das Nebeneinander der Zellen flächenhaft ausgebreitete Schichten vortäuschen. In äußerst treffender Weise vergleicht Grenacher diese Zellen mit einer aufgestellten Reihe Menschen, etwa Soldaten, und fragt mit Recht, ob man da von einer Kopf-, Brust-, Bauch- und Beinschicht reden dürfe?

---

[1] J. CARRIÈRE, Die Sehorgane der Thiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München 1885.

[2] A. BABUCHIN, Vergleichend-histologische Studien. 1. Über den Bau der Cephalopodenretina. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. 1864. p. 127.

Indessen wird das Bild der einschichtigen Retina durch einen Umstand doch etwas getrübt. Die Sehzellen sind nämlich bei den Cephalopoden eben so wenig wie bei den anderen Mollusken die einzigen Elemente der Netzhaut. Eingeschaltet zwischen ihnen findet sich auch hier, wie überall, eine Reihe von gewöhnlichen, der Funktion der Lichtperception wahrscheinlich fremden Elementen, die freilich hier im Verhältnis zu den mächtig entwickelten Sehzellen viel schwächer sind als anderswo, so schwach, dass sie den Namen von Stützzellen kaum verdienen. Hensen hat sie als »Stäbchenkörner« bezeichnet, von der Auffassung ausgehend, dass sie mit den Stäbchen zusammenhängen, einer Auffassung, die wir heute nicht mehr festhalten können. Grenacher nennt sie »Limitanszellen«, weil er die Bildung der die Stäbchenenden bedeckenden Membrana homogena oder limitans auf diese Zellen zurückführt. Auch diese Bezeichnung scheint uns nicht ganz glücklich gewählt, und wir wollen bei dem einfachen Namen »indifferente Epithelzellen oder Zwischenzellen« verbleiben. Meine Erfahrungen über diese Elemente weichen von denen Grenacher's in einigen Punkten ab. Ich finde Folgendes. Betrachtet man die Netzhaut auf einem senkrechten Schnitt, so erblickt man ungefähr an der Grenze des äußeren Viertels ihrer Höhe eine scharfe Linie, die parallel mit ihren Flächen sie in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzt. Dies ist die Grenzmembran HENSEN's und GRENACHER's. Auf dieser Grenzmembran nun, die von den Sehzellen durchsetzt wird, stehen die fraglichen Epithelzellen, eingeschlossen in den schmalen Lücken, die die hier etwas verjüngten Sehzellen zwischen sich übrig lassen. Sie reichen also nicht so weit herunter wie die Sehzellen und bilden innerhalb der Netzhaut gleichsam eine zweite Schicht, eine Schicht für sich. Ihr kleiner Zellkörper umfasst einen elliptischen, senkrecht gestellten Kern, den man auch an Schnitten, wo das Pigment noch nicht beseitigt ist, theilweise wenigstens sehen kann, viel besser aber an solchen, wo das geschehen ist. Gleich unter dem Kern hört der Zellkörper wie abgeschnitten auf, er ist an seiner unteren Grenzfläche zu einer kleinen Cuticularbildung verdichtet; durch diese cuticulare Basalplatte kommt eben die soeben erwähnte Grenzmembran zu Stande, die also als ein Produkt oder richtiger als ein Bestandtheil dieser Zellen aufzufassen ist. Um das weitere Verhalten der Epithelzellen zu eruiren, muss man sich unbedingt pigmentbefreiter Schnitte bedienen. Nach GRENACHER sollen sich nun diese Zellen nach oben hin in je eine feine Faser fortsetzen, die zwischen den Stäbchen emporsteigen und oben in die homogene Deckmembran einmünden soll. Verstehe ich GRENACHER recht, so stellt er sich diesen Zusammenhang so vor, dass das Protoplasma der »Limitanszellen« direkt in jene homogene Haut übergehe. Abweichend von dieser Darstellung vermisse ich an meinen sehr feinen, in Alkohol fixirten, mit Salpetersäure behandelten und mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten eben so wie auch an Isolationspräparaten jene oberen faserförmigen Fortsetzungen der Epithelzellen vollkommen, finde vielmehr, dass diese kleinen Zellen nur das Gebiet des äußeren Pigmentstreifens in Anspruch nehmen, dass sie an der distalen Grenze der Pigmentregion, da wo der GRENACHER'sche Stäbchensockel in das Stäbchen übergeht, alle etwas zugespitzt endigen. Auch scheinen sie mir nicht von so undefinirbarer diffuser oder sternförmiger Gestalt zu sein, wie sie GRENACHER schildert, sondern weisen an den senkrechten Schnitten, die ich besitze, eine ziemlich regelmäßige schmale Flaschenform auf, eine Form, die man leicht aus den Formverhältnissen der »Stäbchensockel«, zwischen denen sie liegen, erklären kann. An entfärbten Schnitten prägt sich ihre obere Grenze in Form einer sehr scharfen Linie aus, die ja auch GRENACHER in seiner Fig. 1 dargestellt hat. Allerdings entsteht diese schon bei sehr schwachen Vergrößerungen auffallende Grenzmarke theilweise dadurch, dass die durch die Salpetersäureeinwirkung sehr hell gewordenen früher pigmenthaltigen Anschwellungen der Stäbchen hier ziemlich unvermittelt an die dunklere Substanz der eigentlichen Stäbchen grenzen, aber wenn man stärkere Linsen anwendet, so wird man an dieser Stelle zwischen den Stäbchen noch kleine Querlinien wahrnehmen, die den zugespitzten Enden der Epithelzellen entsprechen und die bei der Bildung jener Linie auch eine Rolle spielen. Die »Membrana homogenea« scheint mir überhaupt nicht von derartiger Natur zu sein, dass sie mit Epithelzellen direkt zusammenhängen könnte; ich erblicke in ihr nämlich kein cuticulares Umwandlungsprodukt dieser Zellen, sondern ein erstarrtes Sekret derselben, eine — ob noch bei Lebzeiten oder bloß durch die koagulirende Wirkung der Reagentien vermag ich nicht zu entscheiden — verdichtete Gallerte und möchte sie etwa mit der Cupula terminalis im Gehörorgan vieler Wirbelthiere, mit dem Glaskörper, der »Linse« der Gastropoden etc. vergleichen. Sie bildet eine ganz homogene, strukturlose Masse und erstreckt sich, wie ich finde, auch zwischen die Stäbchen bis zu den Spitzen der Epithelzellen hinein, die minimalen Spalten dazwischen als diffuser Kitt ausfüllend; die Stäbchen ragen in diese Kittmasse hinein. Ziehen sich nun, in Folge der Einwirkung der Reagentien, namentlich des Alkohols, die Stäbchen etwas nach unten hin zusammen, so werden oben an der Stelle ihrer retrahirten kolbenförmigen Enden kleine leere Nischen in dieser Masse entstehen müssen, die natürlich gegen die Stäbchen hin fadenförmige Fortsätze: die erstarrten, koagulirten Ausgüsse der zwischen den Stäbchen befindlichen feinen Spalten entsenden. Diese Fäden stellen dasjenige dar, was GRENACHER für die faserförmigen Fortsetzungen seiner Limitanszellen gehalten hat. Allem Anscheine nach hat GRENACHER Recht, wenn er diese homogene Deck- und Füllmasse auf die Thätigkeit der Epithelzellen zurückführt. — Was ich noch betonen möchte, ist, dass auch die Epithelzellen in ihrer oberen Hälfte Pigment enthalten, während ihr Basaltheil und die Gegend des Kerns, oder wenigstens seines unteren Theiles, in der Regel pigmentlos ist. Dieser Pigmentgehalt muss auch ganz natürlich erscheinen, ist doch das Epithel, in das die retinalen Epithelzellen seitlich übergehen, stark pigmentirt.

---

[1] H. Grenacher, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. XVI. 1886. p. 207.

[2] V. Hensen, Über das Auge einiger Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. XV. 1865. p. 155.

Am besten wird man die Auffassung, die ich mir über die Formverhältnisse der »Limitanszellen« gebildet habe, aus dem umstehenden Schema erkennen.

Ein volles Licht fällt auf die topographischen Beziehungen von Sehzellen und indifferenten Epithelzellen erst, wenn wir die Randpartien der Netzhaut betrachten, die Gegend, wo das Sinnesepithel der Retina mit dem gewöhnlichen pigmentirten Epithel zusammenhängt, das das etwa dem Ciliarkörper entsprechende Corpus epitheliale des Cephalopodenauges überzieht. Hier finden wir nun folgende, schon von Hensen und namentlich Grenacher anschaulich dargestellte Verhältnisse (siehe namentlich Fig. 1 der Grenacher'schen Arbeit). Die Sehzellen werden gegen den Rand der Netzhaut hin allmählich kürzer, durch gleichmäßige Reduktion ihres über und unter der Grenzmembran befindlichen Abschnittes; dabei nehmen sie mehr und mehr eine seitlich geneigte Lage an. Plötzlich hören sie auf und nun tritt die Reihe der Epithelzellen aus der Netzhaut hervor, um sich einfach in das gewöhnliche Epithel fortzusetzen, wobei die Grenzmembran zur Basalmembran dieses Epithels wird. Das Epithel zeigt unweit von dem Rande der Netzhaut eine wulstige papillenartige, durch Verlängerung einiger Zellen hervorgerufene Erhebung. Die homogene Deckmasse schlägt sich auf das Epithel über, füllt den Winkel, der durch das plötzliche Aufhören der Sehzellen zu Stande kommt, aus, hört aber seitlich bald auf.

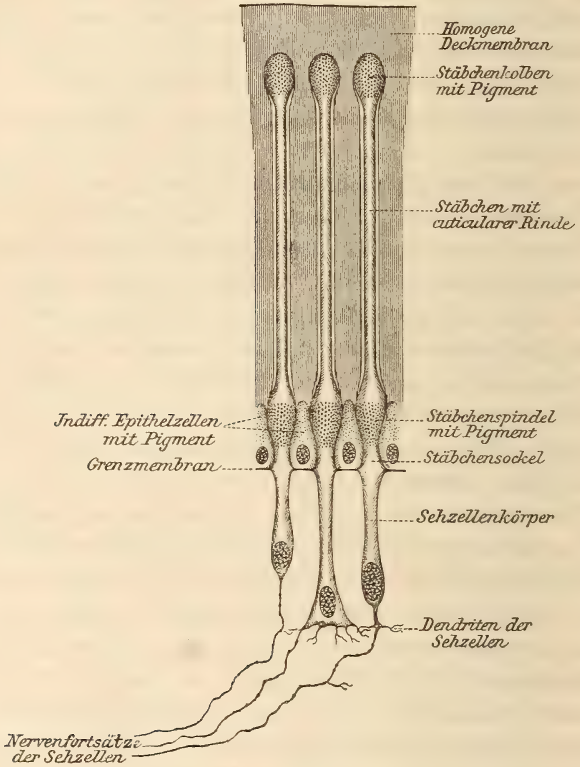

Homogene Deckmembran
Stäbchenkolben mit Pigment
Stäbchen mit cuticularer Rinde
Indiff. Epithelzellen mit Pigment
Stäbchenspindel mit Pigment
Grenzmembran
Stäbchensockel
Sehzellenkörper
Dendriten der Sehzellen
Nervenfortsätze der Sehzellen

Fig. 1.

Schema der Sehzellen und Zwischenzellen der Cephalopodennetzhaut.

Dieses Bild beweist nun ganz klar, dass die Sehzellen mit einem guten Theil ihrer Längsausdehnung, speciell mit ihrem ganzen kernhaltigen protoplasmatischen Körper eigentlich unter dem Epithel liegen, darunter eine zweite, subepitheliale Schicht bildend, dass die eigentliche untere Grenze des Epithels durch die Grenzmembran gebildet wird. Nur ihr Fortsatz, das Stäbchen, ragt in das Epithel hinein, erhebt sich dann aber auch durch seine mächtige Längenentwicklung beträchtlich über dessen Höhe hinaus, die als Sekret der Epithelzellen ausgeschiedene Deckmasse hoch über sich her emporhebend. Diese Ausdrucksweise ist natürlich durchaus nur in deskriptivem Sinne und nicht etwa im Sinne eines histo- oder phylogenetischen Geschehens zu verstehen. Denn das hier realisirte Verhalten muss vielmehr als ein sekundär entstandener Zustand aufgefasst werden. Dies ergiebt sich ohne Weiteres aus der Betrachtung der Netzhäute der Gastropoden, wo die Retina einfachere Verhältnisse aufweist. Wir sehen bei diesen, einem primitiveren Verhalten entsprechend, die zwei Zellsorten zu einem regelmäßigen Epithel zusammengefügt in Reih und Glied neben einander stehen. Man kann nun aus diesem ursprünglicheren Typus die Anordnung der Cephalopodenretina in der Weise ableiten, dass der zu dem Stäbchen umgewandelte Theil der Sehzelle durch ein außerordentliches Längenwachsthum nicht nur stark über die Oberfläche des Epithels hervorwächst, sondern auch den eigentlichen, an jener Umwandlung nicht betheiligten Zellkörper unter das Epithelniveau herunterdrückt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser Vorgang auch in der individuellen Entwicklung der Cephalopoden seine Wiederholung findet, doch bieten hierfür die bisherigen, in histologischer Hinsicht etwas fragmentarischen entwicklungsgeschichtlichen Angaben keine positiven Anhaltspunkte.

Bei der subepithelialen Lage der Sehzellenkörper hat nun auch der Umstand nichts Merkwürdiges an sich, dass die Blutgefäße zwischen ihnen bis hart an die Grenzmembran hinaufdringen, an der sie schöne Arkaden bilden. Allerdings wäre auch ein eigentlicher intraepithelialer Verlauf der Kapillaren kein Unicum, da ein solches Verhalten schon an mehreren Orten konstatirt ist, wie z. B. in der Epidermis des Regenwurms [1], die wohl das schönste Beispiel für das Eindringen von Blutkapillaren in ein Epithel darstellt.

Die Sehzellen sind nun alle, wie schon angedeutet, in einer bestimmten und zwar bei allen gleichen Weise differenzirt, und zwar stellt die »Grenzmembran« auch in dieser Beziehung eine wirkliche

---

[1] M. v. LENHOSSÉK, Die intraepidermalen Blutgefäße in der Haut des Regenwurms. Verhandl. der naturforsch. Gesellschaft zu Basel. Bd. X. 1892.

Grenze dar, indem das Stück der Sehzelle, das darüber liegt, zu einem zur Lichtbrechung dienenden dioptrischen Apparat (Grenacher), einem Stäbchen, umgewandelt ist, während das darunter gelegene Stück mehr im ursprünglichen protoplasmatischen Zustand verharrt und als eigentliche Sinneszelle funktionirt.

Das Stäbchen lässt im größten Theil seiner Ausdehnung eine Differenzirung in eine mehr protoplasmatische Achsenschicht und eine cuticular umgewandelte Rindenschicht erkennen. Diesen Verhältnissen hat namentlich Grenacher genaueste Beachtung geschenkt, hat aber seine Darstellung in eine Form gekleidet, die, wie mir scheint, das Verständnis dieser relativ einfachen Dinge etwas erschweren muss, indem er diese Rindenschichten als Rhabdomere bezeichnete und je drei bis fünf davon zu einem besonderen Gebilde, einem Rhabdom zusammentreten ließ. Es ist in dieser Auffassungsweise das Bestreben unverkennbar, bei den Cephalopoden etwas Ähnliches nachzuweisen, wie die von Grenacher als Rhabdome bezeichneten Bildungen des Arthropodenauges. Thatsache ist, dass diese cuticulare Rinde den weichen Stäbcheninhalt nicht in Form eines gleichmäßigen Hohlcylinders umgiebt, sondern aus zwei rinnenförmigen, an den Rändern zugeschärften Halbcylindern besteht. Dieses an Flächenschnitten leicht zu konstatirende Faktum hat Babuchin erkannt. Mit der Golgi'schen Methode wird das Stäbchen in seiner Gesammtheit, mit Rinde und Mark geschwärzt. — Das distale Ende des Stäbchens ist kolbenförmig abgerundet (»Stäbchenkolben«) und ist bei Eledone und einigen anderen Cephalopoden der Sitz einer feinkörnigen, es durch und durch ausfüllenden Pigmentanhäufung; die Scheidung in Rinde und Mark hört schon etwas unter dem gewulsteten Endstücke auf. Aber dieses Pigment erstreckt sich von der oberen Anhäufung her längs der ganzen Ausdehnung des Stäbchens herunter, in Form von zarten parallelen Körnchenreihen, die natürlich im axialen, weicheren Theil liegen. Auch der Nachweis dieser intracellulären Lage des Pigments findet sich zuerst bei Babuchin, vor ihm herrschte die Auffassung, dass der Farbstoff hier wie auch im Bereich beider Pigmentanhäufungen zwischen den Stäbchen, intercellulär seine Lage habe.

Der proximale, untere Abschnitt der Zelle, derjenige, der schon der Grenzmembran benachbart ist, gliedert sich in zwei scharf unterscheidbare Theile. Grenacher hat beide unter dem Namen »Stäbchensockel« zusammengefasst; mir scheint es gerechtfertigt, für die beiden Abschnitte differente Namen einzuführen. Ich möchte den oberen Theil als Stäbchenspindel bezeichnen und nur für den unteren den Grenacher'schen Namen »Stäbchensockel« reserviren. Im ersteren weist das Stäbchen, dem vorgeschlagenen Namen gemäß, eine schwache spindelförmige Anschwellung auf, allein nicht dies ist das Charakteristische für diesen Stäbchenabschnitt, sondern der Umstand, dass die ganze spindelförmige Anschwellung bei allen Cephalopoden mit Pigmentkörnchen vollgepfropft ist (die cuticulare Rinde hört schon oberhalb der Spindel auf). Da hier auch die dazwischen gelegenen Epithelzellen Pigment enthalten, entsteht an dieser Stelle eine dichte, flächenhaft ausgebreitete Pigmentschicht, die selbst an feinsten Schnitten tiefschwarz und zusammenhängend erscheint.

Unter der Spindel folgt nun der eigentliche Stäbchensockel, eine niedrige, schwach eingeschnürte, pigmentlose, helle Partie, die mit einer kleinen fußförmigen, im Niveau der Grenzmembran gelegenen Erweiterung in den Zellkörper der Sehzelle übergeht. Grenacher findet auch in diesem Abschnitt eine distinkte Rinden- und Markschicht; ich sehe an meinen Präparaten nichts von einer solchen Differenzirung, eben so wenig wie von jener axialen Faser, die nach Grenacher die ganze Sehzelle durchsetzen und an dieser Stelle am deutlichsten zur Ansicht kommen soll und die Grenacher als eine intracelluläre Nervenfaser auffasst.

Nun gelangen wir zu dem Zellkörper, dem »kernführenden Theil« der Sehzelle oder zur eigentlichen Sinneszelle. Wir haben es hier mit schmalen, länglichen, bald spindelförmigen, bald mehr cylindrischen Elementen zu thun, deren elliptischer Kern in verschiedener Höhe steht, bald ganz am basalen Pol der Zelle, bald in deren Mitte oder etwas weiter oben, doch rückt er nie bis an die Grenzmembran hinauf, daher die Reihe dieser Zellen unter dieser Membran stets einen hellen, kernlosen Streifen aufweist.

Die Körper der Sehzellen imprägniren sich mit der Golgi'schen Methode sehr leicht und schön. Eine wichtige Frage kommt an diesen Bildern auf den ersten Blick zur Entscheidung. Es ist das die Frage nach den Beziehungen des unteren Zellenendes zu den Nervenfasern des N. opticus.

A priori sind zwei Möglichkeiten denkbar: entweder ist zwischen beiden ein direkter Übergang vorhanden, oder nur eine gegenseitige Anlagerung, ein Kontakt. Die morphologische Auffassung der Sehzellen wird, je nachdem die Entscheidung so oder so ausfällt, eine wesentlich verschiedene sein. Im ersteren Falle haben wir es mit echten Sinnesnervenzellen zu thun, mit wahren peripherischen Nervenzellen, aus denen die Opticusfasern als ihre Axone (Nervenfortsätze) hervorwachsen, um sich in centripetaler Richtung in das Centralorgan, den Sehlappen einzusenken, im zweiten Falle mit einfachen Sinnesepithelzellen, mit modificirten epithelialen Elementen, an die die Opticusfasern vom

Centrum her hinwachsen, um sich ihnen in freier Berührung anzulegen. In physiologischer Hinsicht gestaltet sich der Unterschied folgendermaßen: in beiden Fällen ist die Zelle das percipirende Element, doch übernimmt im ersteren Falle die Zelle selbst durch eine centralwärts gerichtete Verlängerung die centripetale Leitung, während im zweiten Falle diese Aufgabe von einer aus dem Centrum kommenden Faser erfüllt wird.

Die Antwort auf die Frage, wie sich Opticusfasern und Retinazellen zu einander verhalten, ist bisher verschieden ausgefallen. Wir können uns diese Verschiedenheiten sowie auch die Zurückhaltung einiger Forscher in dieser Hinsicht leicht daraus erklären, dass die gewöhnlichen Methoden, Schnitte wie Isolationen, nicht im Stande sind, Bilder zu gewähren, durch die diese Frage mit Sicherheit entschieden werden könnte.

Babuchin (a. a. O. p. 135) hat an Macerationspräparaten, die nach kurzer Einwirkung von Müller'scher Flüssigkeit angefertigt wurden, gefunden, dass die Retinazellen sich allmählich in eine dünne Faser umbilden, die in die Nervenfaserschicht übergehe. Fig. 9 und 10 der Babuchin'schen Arbeit sollen dieses Verhalten illustriren, doch sieht man an den betreffenden Zellen wohl eine starke Zuspitzung des unteren Zellenendes, nicht aber einen eigentlichen Zusammenhang mit einer Nervenfaser.

M. Schultze[1] sah das proximale Ende der Retinazellen in ein »Bündel variköser Fäserchen von äußerster Zartheit und Vergänglichkeit« zerfallen, die sich im Gewirr der Opticusfaserschicht verlieren sollen.

Nach Hensen's (a. a. O. p. 200) Beobachtungen treten an jede Sehzelle konvergirend mehrere Nervenfasern heran, aber auch an die »Stäbchenkörner«, d. h. an unsere indifferenten Epithelzellen sah Hensen Nerven herangehen.

Carrière weicht in seiner bekannten Zusammenstellung der Frage, ob das Verhältnis zwischen Sinneszellen und Opticusfasern auf Kontinuität oder Kontakt beruhe, bei den Cephalopoden eben so wie auch bei den anderen Mollusken vorsichtigerweise aus, indem er sich stets neutraler Ausdrücke, wie »herantreten«, »in Beziehung treten« etc. bedient und auf die Frage nicht näher eingeht.

Erst bei Grenacher (a. a. O. p. 241) tritt die Behauptung eines direkten Zusammenhanges mit etwas größerer Bestimmtheit und in einer Form, die mehr geeignet ist, Vertrauen zu erwecken, hervor.

---

[1] M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. V. 1869. p. 9. Fig. 10 u. 11.

»Die Nervenfasern treten zu den zugespitzten Außenenden der Retinazellen heran, um sich mit ihnen zu vereinigen.« Indessen folgt gleich auf diese so bestimmt formulirte Versicherung wieder ein Passus, der geeignet ist, den Eindruck eines bestimmt beobachteten Faktums, den diese Zeilen in dem Leser hervorrufen könnten, wieder etwas zu verwischen. Grenacher betont nämlich, dass diese so einfache und naturgemäße Art der Verbindung der Nervenfasern mit den Retinazellen doch nicht ganz leicht zu konstatiren ist. Auch bei den günstigsten Bedingungen sei es »nicht so leicht, wie man erwarten sollte, die sich im Gewirr des hier stark entwickelten feinen Reticulum, sowie zwischen den wohl durch Gerinnung entstandenen feinkörnigen Niederschlägen hindurchziehenden isolirten Nervenfasern bis zu ihren Enden in den Retinazellen zu verfolgen«.

Diese vorsichtige Verklausulirung in dieser principiell so wichtigen Frage wird Jeder nur anerkennenswerth finden können, der aus eigener Anschauung Färbepräparate und Isolationsbilder der Cephalopodennetzhaut kennt und selbst versucht hat, jener Frage an solchen näher zu treten. Denn man kann, wie gesagt, ein für allemal aus solchen Präparaten keinen ganz sicheren Aufschluss hierüber erhalten; es bleiben solche Entscheidungen doch immer nur Konjekturen. Welche Breite der Interpretation solche Bilder gestatten, ergiebt sich aus der Divergenz der angeführten Angaben, noch beweisender aber aus der Darstellung, die Patten[1] unlängst, nach Anwendung der relativ besten Methoden, von der Art und Weise des Verhältnisses von Sinneszellen und Nervenfasern gegeben hat, allerdings nicht direkt mit Bezug auf die Cephalopoden, sondern in Betreff der Augen anderer Mollusken, namentlich Arca Noë und Haliotis, wo aber in dieser so kardinalen Frage höchst wahrscheinlich auch nur dieselben Verhältnisse vorliegen, wie bei unseren Thieren. Patten sah alles Mögliche. Das proximale Zellenende geht in eine Nervenfaser über, eine Faser durchsetzt die Sinneszelle ihrer ganzen Länge nach, dann aber ist eine jede Sinneszelle noch umsponnen von einem »inextricable network« von Nervenfibrillen, bis zur Deckmembran, der Cuticula herauf. Diese letztere besteht schließlich ihrerseits aus gar nichts Anderem als aus einem Flechtwerk feinster Nervenfasern, aus lauter »Retia terminalia«. p. 625 bringt Patten auch einige hingeworfene Bemerkungen bezüglich des Cephalopodenauges. Jede Retinazelle hat zwei Kerne und ist ihrer ganzen Länge nach von einer axialen Faser durchzogen, die oben aus dem Stäbchen noch als Stiftchen hervorragt. Die »Limitanszellen«

---

[1] W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VI. 1886. p. 542.

Grenacher's (d. h. unsere indifferenten Epithelzellen) sind eigentlich alle Nervenzellen; aus ihnen geht das feine Nervennetz hervor, das die Stäbchen bis oben hin umspinnt etc.

Die Unzulänglichkeit der bisherigen Methoden findet ihren überzeugendsten Ausdruck in der letzten Äußerung über diesen Gegenstand. Sie findet sich in der soeben erschienenen, sich durch vergleichend-histologische Angaben vortheilhaft auszeichnenden kurzen Histologie Bergh's[1]. Bergh sagt bei der Besprechung der Schneckenretina, dass auf die Angabe eines Zusammenhanges oder Nichtzusammenhanges von Sinneszellen und Opticusfasern »nicht zu viel Gewicht zu legen sei, weil die Sache nicht mittels der neueren Methoden (Golgi's oder Ehrlich's) geprüft wurde«.

Bei der Betrachtung der Golgi-Bilder nun, wie sie in der beistehenden Abbildung (Fig. 2) wiedergegeben sind, kann die Frage auf den ersten Blick als entschieden gelten. Alle Sehzellen gehen an ihrem basalen Pol ganz gewiss in Opticusfasern über. Die Sehzellen stellen echte Nervenzellen dar, sie sind Ursprungszellen der Opticusfasern, diese wachsen aus ihnen als ihre Nervenfortsätze hervor, und dringen in centripetalem Verlauf von der Netzhaut her in den Lobus opticus, den mächtigsten Theil des Cephalopodenhirns ein, wo sie offenbar entweder unter freien Verästelungen oder wenigstens mit freien Spitzen endigen. Trotz vielfacher darauf gerichteter Bemühungen ist es mir leider nicht gelungen, diese centralen Opticusendigungen mit der Golgi'schen Methode darzustellen, aber ich hoffe durch weitere Versuche diese Lücke noch ausfüllen zu können. Die Sehzellen lassen sich durchaus in eine Reihe stellen mit den sensibeln Sinneszellen der Lumbricusepidermis, eben so wie mit den Riechzellen. Sonstige freie Endigungen in der Netzhaut habe ich nie wahrgenommen.

Aber die Golgi'sche Methode ist nicht nur zur Erledigung dieses Problems geeignet, sie bringt auch die Form des Zellkörpers der Sehzellen unübertrefflich schön zur Ansicht, schöner als Tinktions- und Zerzupfungsbilder. Denn Färbepräparate, mögen die Schnitte noch so dünn sein, zeigen die Zellgrenzen nicht immer klar, bei Isolationen verändern die Zellen wie ich finde ihre Form, indem sie künstlich ausgestreckt, zu regelmäßigerer Gestalt gebracht werden, als sie sie thatsächlich besitzen. An den Golgi-Bildern nämlich, wo die Zellen in situ zur Anschauung kommen (s. Fig. 2), bemerkt man an den Seitenrändern der Zellen oft schwache napfförmige Vertiefungen, hervorgerufen durch die etwas breiteren kernhaltigen Theile der benachbarten Zellen; diese so natürlichen Formdetails werden aber durch die Isolation verwischt.

---

[1] R. S. Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers. Wiesbaden 1894. p. 169.

Nicht alle Zellen zeigen an meinen Präparaten dieselbe Gestalt. Ich bin durch sehr genaues Studium der Zellformen dazu gekommen,

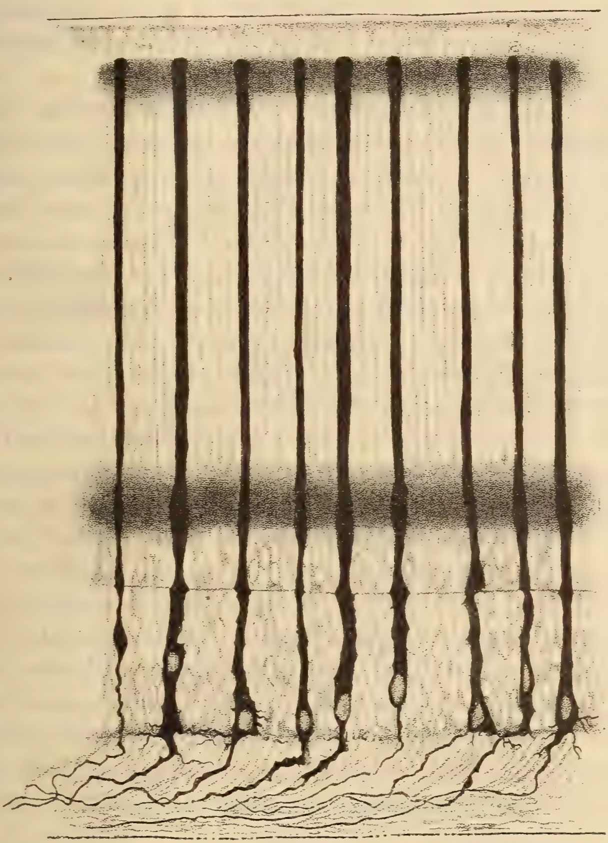


Fig. 2.

Die Sehzellen der Netzhaut von Eledone, nach einem Golgi'schen Präparate.

zwei Typen aufzustellen, die allerdings vielfach durch Zwischenformen mit einander verbunden sind. Diese beiden Typen, die vielleicht mit physiologischen Differenzen zusammenhängen, kann ich nicht besser charakterisiren, als wenn ich den einen als »Riechzellentypus«, den anderen als »Lumbricustypus« bezeichne.

Der Riechzellentypus erinnert thatsächlich sehr an das Verhalten der Sinneszellen in der Regio olfactoria der Wirbelthiere. Er ist sehr einfach. Es handelt sich um mehr oder weniger spindelförmige, schmale Zellen. Der ovale Kern erscheint von einem schmalen Protoplasmasaum umfasst und sitzt häufiger in der Mitte der Zellenhöhe oder noch etwas weiter oben; die obere Fortsetzung ist in der Regel dicker, die untere verdünnt sich bald kegelförmig und geht, ohne Seitenästchen abzugeben, unter bogenförmiger Krümmung einfach in eine Opticusfaser über, wobei der Anfangstheil der schon horizontalen Strecke häufig ein etwas rauhes Aussehen darbietet.

Der zweite Zelltypus kommt einer Zellform sehr nahe, die man unter den Sinnesnervenzellen der Lumbricusepidermis zahlreich vertreten findet. Die Zellen sind im Ganzen etwas plumper, der Kern liegt öfter in der unteren Hälfte der Zelle, manchmal ganz unten an ihrem basalen Ende. Im letzteren Falle ist die Zelle unten am breitesten und endigt mit einer fußartigen Abplattung. Liegt der Kern nicht gerade im unteren Zellenpol, so fehlt der sohlenartige Abschluss, aber der untere Zellentheil erscheint noch immer viel dicker, viel massiver als bei dem ersten Typus. Was aber diesem Zelltypus eigentlich sein charakteristisches Gepräge verleiht, das ist die Gegenwart von feinen, varikösen, kurzen Fädchen, die von der Zelle an ihrer unteren Grenze, an den Seitenrändern ihrer basalen Abplattung, manchmal auch vom Anfange des Fortsatzes ausgehen. Die Ästchen sind sehr zart, sie theilen sich noch manchmal, gehen horizontal nach den Seiten hin, oft auch schief etwas hinunter und endigen alle ganz in der Nähe der Zelle mit freien Spitzen. Diese feinen Fibrillen sind, wie aus der oben citirten Äußerung hervorgeht, von M. Schultze entdeckt worden. Überraschend ist die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei Lumbricus, wo diese Fädchen an vielen epidermalen Sinnesnervenzellen genau in derselben Weise vorhanden sind. Ich fasse diese Fibrillen als etwas rudimentäre protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten auf und möchte versuchsweise ihre Bestimmung darin erblicken, die etwa noch zwischen den Sehzellen diffundirenden Lichtstrahlen aufzufangen.

Der eigentliche Fortsatz oder Axon (Kölliker) geht bei dieser Zellform seltener kegelförmig aus dem unteren Zellenpol oder von der Mitte der Basalfläche hervor, die Regel ist, dass er vom Seitenrand dieser Fläche entspringt. Er ist in seinem Anfangstheil sehr dick, stellt sich durchaus nicht gleich als richtige Nervenfaser dar, sondern erscheint Anfangs noch als eine Fortsetzung des Zellprotoplasmas. Ziemlich lange noch, während er sich allmählich schief in ein tieferes Niveau senkt, behält er diese Beschaffenheit bei, ist vor Allem stark varikös, zeigt wellige Biegungen, erscheint ab und zu auch mit Seitenästchen versehen; erst in einiger Entfernung von seiner Ursprungszelle gestaltet er sich, indem er seine Varikositäten verliert und zart und glatt wird, zu einer eigentlichen Opticusfaser. Berücksichtigen wir diese Differenz im Verhalten der Fasern gleich unter der Zelle und etwas weiter unten, so wird uns erklärlich, warum an Färbepräparaten zwischen der Schicht der Sehzellen und der eigentlichen Opticusfasern noch eine merkwürdig granulirte, unregelmäßige Zwischenschicht liegt. Das Zustandekommen dieser Zwischenschicht, die **Hensen** (p. 186) als »Balkennetz« beschreibt, und die ich als »Stratum plexiforme« bezeichnen möchte, lässt sich leicht zurückführen auf die sehr variköse Beschaffenheit und den welligen Verlauf der diese Schichten bildenden Anfangstheile der Fortsätze sowie auch darauf, dass die kleinen Seitenfibrillen der Sehzellen, die wir soeben beschrieben haben, in diese Lage hineinragen und sich darin zu einem feinen Geflecht verfilzen. In der eigentlichen Opticusfaserschicht sammeln sich die nunmehr zu regelrechten Nervenfasern gewordenen Fortsätze zu kleinen Bündelchen, die durch etwas Bindegewebe von einander getrennt sind. Diese Schicht wird je nach der Schnittrichtung des Präparates ein verschiedenes Aussehen darbieten, je nachdem die Bündelchen der Länge nach oder quer oder mehr schief getroffen sind.

Nur ungern füge ich hier eine kurze Bemerkung zu einer Angabe bei, die zuerst bei **Grenacher** (a. a. O. p. 242) auftaucht, dann bei **Patten** in noch weiter ausgeschmückter und kategorischer Form wiederkehrt, die aber schon durch ihren fremdartigen Charakter den Leser gegen sich einnehmen muss. In der Achse der Sehzellen, bis in das Stäbchen hinauf, soll nach **Grenacher** eine stark lichtbrechende Faser emporziehen, die am deutlichsten bei Octopus und auch hier speciell im Bereich des Stäbchensockels zur Ansicht kommen soll. **Grenacher** erblickt in diesem axialen Gebilde eine Nervenfaser und hält es demgemäß für die eigentliche Endigung der Opticusfasern. Diese sollen also nicht einfach in einer basalen Verbindung mit den Sehzellen ihr Ende finden, sondern an der scheinbaren Verbindungsstelle in das Protoplasma der Sehzelle eintreten und als bestimmt nachweisbare Gebilde sie ihrer ganzen Länge nach durchsetzen, um schließlich in dem Stäbchen aufzugehen. **Grenacher** lässt allerdings bei dieser Darstellung alle Reserve walten, was ihn aber nicht hindert, in der Fig. 11 seiner Arbeit, die ein Schema der Sehzellen und Limitanszellen darstellt, die axiale Faser als blaue Linie, die die Zelle von ihrem basalen Pol bis zur Membrana limitans durchzieht, zur Darstellung zu bringen. Es hat denn auch in der Folge diese intracelluläre Faser mit dem Schema in mehrere Lehrbücher und Zusammenstellungen Eingang gefunden, so z. B. in Carrière's Buch, p. 44, in Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie, 3. Abth., p. 752. Als seinen Vorläufer bezüglich dieser Beobachtung citirt Grenacher M. Schultze (a. a. O. p. 10), der auch schon eine Längsstreifung im Zellkörper der Sehzellen der Cephalopodennetzhaut wahrgenommen haben soll, sie aber auf eine longitudinale fibrilläre Struktur dieser Elemente zurückführte.

Ich habe mir viel Mühe gegeben, etwas an den Sehzellen und ihren Stäbchen aufzufinden, was der Grenacher-Patten'schen Angabe entsprechen könnte, habe aber nichts Derartiges finden können. Dass eine Nervenfaser in eine andere Zelle hineinwächst und sie ihrer ganzen Länge nach durchsetzt, widerstreitet so sehr unseren heutigen Vorstellungen von den Zellen und der Entwicklung der Gewebe, dass für mich, was sich immer finden mochte, eine derartige Deutung ausgeschlossen schien. Indess schwebte mir doch die Möglichkeit einer Differenzirung von Fasergebilden innerhalb des Zellkörpers vor, oder zum mindesten dachte ich an eine Längsstreifung des Zellkörpers, die jenen Angaben zu Grunde gelegen haben müsse. Aber Alles das vermisste ich, nicht nur jene merkwürdige axiale Faser, sondern auch jede Spur einer Längsstreifung, und ich zweifle demnach keinen Augenblick, dass die beiden Forscher hier einer Täuschung zum Opfer gefallen sind. Dem Einwande, dass die von mir angewandte Technik vielleicht zur Erforschung dieser subtilen Verhältnisse nicht hinreiche, glaube ich durch die Versicherung vorbeugen zu können, dass meine Präparate nach viererlei Fixirungsmethoden (Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit, Salpetersäure und Formol) und mit eben so viel Färbungen (Hämatoxylin, Alaunkarmin, Thionin und Magentaroth) hergestellt worden sind, also nach der technischen Seite hin Alles, was man nur fordern kann, geschehen ist. Zur Erklärung der Grenacher'schen Angabe kann vielleicht dienen, dass vor Grenacher Greeff[1] eine solche intracelluläre axiale Nervenfaser in den Sinneszellen des Alciopidenauges beschrieben hat, Grenacher also schon einen Präcedenzfall nach dieser Richtung vor sich hatte. Ich darf vielleicht die Hoffnung aussprechen, dass in den folgenden Darstellungen diese axiale Nervenfaser nicht mehr auftauchen wird, auch nicht als Gegenstand einer nunmehr überflüssigen Polemik.

Nachdem wir so den Bau der Cephalopodenretina analysirt und erkannt haben, wird es nun auch möglich sein, in eine Diskussion der Frage einzutreten, in wie weit sie mit der Wirbelthiernetzhaut vergleichbar sei, und welchen Elementen dieser ihre Zellen entsprechen. Der Versuch einer solchen Vergleichung tritt uns schon in mehreren früheren Darstellungen entgegen, doch konnte er natürlich zu keinem realen Ergebnis führen, da weder die Cephalopodenretina bis GRENACHER richtig erkannt war, noch weniger aber die Netzhaut der Wirbelthiere. Durch die weitgehenden Aufklärungen, die uns die letzten Jahre, Dank der EHRLICH'schen und namentlich der GOLGI'schen Methode, über diese letztere gebracht haben, und die sich namentlich an die Namen DOGIEL und vor Allem R. Y CAJAL[1] knüpfen, ist nun das Wesentliche in dem Aufbau der Vertebratenretina aufgeklärt worden, und namentlich ist Alles das sicher bekannt, worauf es bei einem solchen Vergleich ankommt. So scheint nun eine solche Vergleichung mehr Erfolg zu versprechen.

---

[1] R. Greeff, Untersuchungen über die Alciopiden. Acta Leopold. T. XXXIX. 1876.

Indessen, wenn man daran geht, den Vergleich durchzuführen, stellt es sich bald heraus, dass man trotz der genauen Kenntnis der beiden zu vergleichenden Objekte in dieser Frage doch nicht zu einer bestimmten eindeutigen Auffassung gelangen kann, sondern höchstens zur Aufstellung von zwei Möglichkeiten, deren eine allerdings der richtigen Auffassung nahe kommen muss. Es tritt nämlich sofort die Vorfrage in den Vordergrund: entspricht die Cephalopodennetzhaut der Wirbelthiernetzhaut in ihrer Gesammtheit oder nur einem Theile, einer bestimmten Schicht derselben? In der Wirbelthierretina finden wir mehrere Zellschichten, in der der Cephalopoden nur eine einzige. Nun wäre ja möglich, und man kann es in der That auch nicht als unwahrscheinlich bezeichnen, dass die anderen fehlenden Schichten der Cephalopoden in der Rindenschicht des Lobus opticus vertreten sind, dass sie doch vorhanden aber von der ersten Schicht abgelöst und in ein besonderes Sehganglion zurückverlagert sind. Eine solche Auffassung ist nicht von der Hand zu weisen, namentlich nicht, wenn man aus eigener Anschauung den merkwürdigen Bau des Lobus opticus kennt, speciell die auffallende, komplicirte Schichtung ihrer Oberfläche mit auf einander folgenden »Körner-« und »Molekularlagen«, in welch letzterer sogar die Spuren einer derartigen Stratifikation nachweisbar sind, wie wir sie in der inneren Molekularlage der Wirbelthiernetzhaut sehen. Hier wird bloß die genaue Erforschung des Lobus opticus Licht und Aufschluss bringen. Wird diese Aufklärung in dem Sinne der obigen Homologisirung ausfallen, so wird man natürlich die Sehzellen der Cephalopoden bloß den Stäbchen- und Zapfenzellen der Wirbelthiere gleichzustellen und anzunehmen haben, dass die beiden anderen Zellenlagen in den Lobus opticus verlegt sind. Es würde demnach der Nervenfortsatz der Sehzellen keiner eigentlichen Opticusfaser entsprechen, sondern dem unteren, absteigenden Fortsatz der Stäbchen- und Zapfenzellen, der sich hier, entsprechend der größeren Entfernung der zweiten Zellenschicht, zu einer langen Nervenfaser ausgezogen hat.

---

[1] Siehe namentlich S. R. Y CAJAL, La rétine des vertébrés. Cellule. Tome IX. 1893. p. 119.

Die andere Auffassung geht dahin, dass die Cephalopodenretina eine ganze, aber auf eine viel einfachere Form reducirte Wirbelthiernetzhaut darstelle. In der Netzhaut der Vertebraten erfolgt die Fortpflanzung der durch die Lichtwirkung hervorgebrachten Erregung von dem Stäbchen- und Zapfenende her auf die Opticusfasern immer durch Vermittelung von drei, kettenartig mit einander (durch Kontakt) verbundenen Zellreihen: das erste, das Licht direkt empfangende Zellenelement ist der Zellkörper der Stäbchen- oder Zapfenzelle, der, zu einem absteigenden Fortsatz verlängert, die Erregung bis in die äußere Molekularlage fortleitet, wo der Fortsatz mit einem Endknötchen resp. mit einem kleinen rudimentären Endbäumchen endigt. An dieses untere Ende fügt sich der aufgesplitterte Dendrit einer zweiten, Schalt- oder Zwischenzelle (bipolare Zellen) an. Durch diese Zelle gelangt nun die Erregung, wenn sie ihren Weg durch die Stäbchen genommen hat, direkt bis an die Körper der Ganglienzellen, wenn sie die Zapfen passirt hat, nur bis in die innere Molekularlage, wo sie von dem fein verzweigten Ende des Dendriten einer Ganglienzelle aufgenommen wird. Die dritte innerste Zellenreihe, die Reihe der »Ganglienzellen«, ist damit betraut, die Erregung auf dem Weg ihres als Opticusfaser centralwärts ziehenden Axons nach dem Centralorgan hin zu befördern.

Was bei dem Wirbelthier, einer höheren funktionellen Stufe entsprechend, in drei Abschnitte getheilt, durch eine Kette von drei Zellen repräsentirt wird, erschiene demnach bei dem Cephalopoden in eine einzige Zelle verschmolzen. Der distale Zellenabschnitt ist nach dieser Auffassung zu einem Stäbchen geworden, entspricht also der Stäbchenzelle, der proximale stellt die Ganglienzelle dar, indem er eben so wie eine retinale Ganglienzelle bei dem Wirbelthier, eine Opticusfaser aus sich hervorgehen lässt. Ja man könnte sogar das Homologon der intermediären Zellen (bipolaren Zellen) in dem Stäbchensockel erblicken, der ja unter dem eigentlichen Stäbchen und doch über der Sinneszelle liegt, also zwischen beiden eine Art Verbindungsglied darstellt. Indessen scheint eine solche Auffassung zu sehr gesucht; einfacher ist es von einer Homologisirung des Stäbchensockels abzusehen und an der Sehzelle nur zwei Abschnitte: einen dioptrischen und einen nervösen zu unterscheiden, sie als das Verschmelzungsprodukt einer Stäbchenzelle und einer Ganglienzelle aufzufassen, wobei natürlich die richtige Art der Darstellung einen umgekehrten Weg zu nehmen, d. h. die einfache Sehzelle des Wirbellosenauges als das Primäre, die Differenzirung in der Netzhaut der Wirbelthiere als das aus jenem primitiven Zustand heraus entwickelte Sekundäre zu schildern hätte. Man könnte der Darstellung eine solche Form geben, dass entsprechend dem Princip der Arbeitstheilung die verschiedenen Funktionen, die bei Wirbellosen in eine einzige Zelle vereinigt sind, bei den Vertebraten auf verschiedene Zellen vertheilt werden, die ursprünglich im Sinnesepithel der Augenanlage neben einander liegen, dann aber durch Verlagerung einzelner davon unter das Niveau der Oberfläche des Epithels sich zu einer centripetalen Kette hinter einander stellen.

Ich möchte hier noch einen weiteren Vergleichspunkt zur Sprache bringen, der schon die Aufmerksamkeit mehrerer Forscher auf sich gelenkt und zu manchen Erklärungsversuchen Veranlassung gegeben hat. Es ist dies die verschiedene Stellung der Stäbchen bei den Wirbellosen und den Wirbelthieren. Bei ersteren sind sie bekanntlich dem Hohlraum des Auges, also der Lichtquelle zugewendet, bei den Wirbelthieren umgekehrt. Manche haben darin mit Semper[1] eine principielle Differenz zwischen Wirbellosen und Wirbelthieren erblicken zu sollen geglaubt. Aber dieser Unterschied verliert seine principielle Bedeutung, wenn wir die verschiedene Entwicklungsweise des Auges bei Invertebraten und Vertebraten betrachten, er lässt sich hieraus ohne Weiteres erklären, oder richtiger wenn ein principieller Unterschied da ist, so liegt er eben in der verschiedenen Art der Entstehung des Auges. Bei Wirbellosen geht das Auge hervor aus einer direkten grubenartigen Einsenkung des Epithels. Der Boden der vertieften Stelle liefert die Netzhaut, indem sich seine Zellen zu Sinneszellen umgestalten. Die stäbchenförmigen cuticularen Bildungen, die stets am freien Zellenpol entstehen, werden hierbei natürlich nach vorn gerichtet sein und wenn sich das Augengrübchen zum Bläschen abschnürt, gegen den Hohlraum des Augapfels. Die Augenblase bleibt an Ort und Stelle, die Netzhaut empfängt das Licht von ihrer Einstülpungsstelle her.

Anders bei den Wirbelthieren. Hier stülpt sich von dem Ektoderm der Kopfgegend zunächst das Gehirn ein, und von diesem als sekundäres Grübchen und später Bläschen das Auge. In vollkommener Übereinstimmung mit den Wirbellosen wird auch hier das Epithel am Grunde des Bläschens zur Netzhaut. Nur tritt aber in der weiteren Entwicklung ein eingreifender Unterschied ein. Das Augenbläschen bleibt nicht unter der Gegend des Ektoderms, woher es sich abgelöst hat, sondern es wuchert, mit seinem Boden voran, an eine neue, ihm ursprünglich fremde Stelle der Oberfläche des Kopfes hin, und von diesem neuen Punkte her wirkt dann in der definitiven Einrichtung das Licht auf das Sehorgan ein. Die Lagebeziehungen des Bläschens sind aber zu dieser sekundären Hautstelle gerade umgekehrte, indem nun die eigentliche neuroepitheliale Bodenplatte gegen das Ektoderm gewendet ist und scheinbar die vordere, distale Wand des Bläschens darstellt. Die Stäbchen und Zapfen sind natürlich nach der ursprünglichen Abschnürungsstelle, d. h. im vorliegenden Falle gegen das Gehirn hin gerichtet. Indem sich das Bläschen durch Einstülpung der ursprünglich seine Bodenplatte bildenden retinalen Wandung zum Becher gestaltet, und das Auge einen neuen, sekundären Hohlraum gewinnt, wird die Lage der Stäbchen und Zapfen natürlich eine derartige sein, dass sie von diesem Hohlraum abgewendet sein werden.

---

[1] C. Semper, Über Sehorgane vom Typus der Wirbelthieraugen. Wiesbaden 1877.

Bekanntlich giebt es einige wenige Mollusken, bei denen die Stäbchen der Netzhaut eben so wie bei den Wirbelthieren, gegen das Innere des Körpers gerichtet sind. Eine solche Anordnung tritt uns in den Augen am Mantelrand zweier Muscheln, Pecten und Spondylus, sowie auch in den Rückenaugen von Onchidium, eines Pulmonaten entgegen. Man hat solche Augen als »nach dem Wirbelthiertypus gebaut« bezeichnet. Diese Auffassungsweise scheint nach dem oben Dargelegten unrichtig, zum mindesten in Bezug auf Pecten, wo uns die Verhältnisse noch relativ besser bekannt sind als bei den beiden anderen. Bei Pecten geht die Retina in derselben Weise wie bei allen anderen Mollusken, aus einer direkten Abschnürung aus dem Körperepithel hervor. Das Abnorme aber ist, dass das Sinnesepithel nicht an dem Boden des Augengrübchens auftritt, sondern rechts und links an dessen Seitenwandungen. Schließt sich das Grübchen nun zur Blase, so wird das Sinnesepithel seine äußere Wand in Anspruch nehmen, während sich die hintere zu einem einfachen Pigmentepithel gestaltet (Bütschli[1]). Durch diese Art der Entwicklung bildet das Pectenauge nicht nur unter den Mollusken, sondern auch mit den Verhältnissen bei den Wirbelthieren verglichen, ein Unicum, eine ganz alleinstehende Bildung, es schließt sich nicht an den Wirbelthiertypus an, sondern stellt einen Typus für sich dar. Wahrscheinlich verhält sich die Sache bei Spondylus und Onchidium eben so.

Ich möchte noch einmal auf den interessanten Sachverhalt hinweisen, dass wir hier in den Augen richtige Sinnesnervenzellen haben, Zellen, die relativ primitive Verhältnisse zeigen und uns durch ihren

---

[1] O. Bütschli, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. Festschrift zum 500jährigem Bestand d. Nat.-Med. Vereins Heidelberg. 1886.

Typus einen Fingerzeig geben nach der phylogenetischen Entwicklungsweise der Sinnesorgane im Allgemeinen und speciell des Auges hin. Zur Darlegung meiner Auffassung über diese Verhältnisse möchte ich von einem Befunde ausgehen, den ich vor zwei Jahren bei dem Regenwurm ermittelt habe[1]. Ich habe gezeigt, dass sich in der Haut von Lumbricus an allen Stellen, eingeschlossen zwischen den anderen epithelialen Elementen, zahlreiche zarte längliche Nervenzellen finden, die sich an ihrem basalen Pol oft unter Abgabe einiger kurzen Dendriten direkt in eine sensible Nervenfaser fortsetzen; diese dringt in das Bauchmark ein, um dort frei zu endigen. Mein Befund wurde bald darauf von Retzius[2] und kürzlich wieder von Smirnow[3] bestätigt. Retzius[4] wies im Wesentlichen das gleiche Verhalten in der Haut eines polychäten Wurmes, Nereis, nach; es besteht hier nur der einzige Unterschied, dass der kernhaltige Theil des Zellkörpers oft in ein tieferes, subepitheliales Niveau rückt, was uns desshalb besonders interessiren muss, weil ja bei den Sehzellen des Cephalopodenauges in einem gewissen Sinne auch analoge Verhältnisse vorliegen, auch hier rücken ja die Zellkörper unter die eigentliche Epithelgrenze herunter. Auch bei den Gastropoden stellen die zuerst von Flemming[1] beschriebenen Sinneszellen der Haut nach den Befunden von Retzius[2] echte Nervenzellen dar, die sensible Fasern centralwärts entsenden, ein Befund, der soeben auch von Samassa[3] konstatirt wurde.

---

[1] M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXX. 1892. p. 102.

[2] G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892. p. 1.

[3] A. Smirnow, Über freie Endigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz. Bd. IX. 1894. p. 570. — Bei meinen Untersuchungen, deren Ergebnisse ich in der citirten Arbeit niedergelegt hatte, ist es mir nicht gelungen, freie Nervenendigungen in der Epidermis nachzuweisen, obgleich ich eine große Anzahl von sonst gelungenen Präparaten erhielt. Ich stellte es daher etwas voreilig als wahrscheinlich hin, dass es solche beim Regenwurm gar nicht gebe, vielmehr der ganze sensible Nervenapparat der Haut durch jene Sinneszellen und ihre centripetalen Fortsätze dargestellt werde. Auch Retzius vermisste freie Endbäumchen in der Epidermis. Kürzlich ist es nun Smirnow gelungen, durch eine Modifikation der raschen Golgischen Methode (anderes Mischungsverhältnis der Osmio-Bichromlösung, lange Einwirkungsdauer derselben) die Gegenwart zahlreicher freier Nervenverästelungen zwischen den Epidermiszellen der Haut des Regenwurms mit Sicherheit nachzuweisen. Nicht um Prioritätsrechte für mich in Anspruch zu nehmen, sondern nur um Smirnow's schönen Befund zu konstatiren, möchte ich hier mittheilen, dass ich diese freien Endigungen ungefähr vor einem Jahre gleichfalls wahrgenommen habe an Präparaten, die ich nach Abschluss meiner Untersuchungen angefertigt hatte. Indessen gelang mir deren Nachweis nur in der Epidermis der dorsalen Fläche des Körpers, und ich bedauere daher, dass Smirnow in seiner Arbeit nicht angiebt, ob er sie auch nur hier oder ringsum in der ganzen Peripherie des Epidermisschlauches wahrgenommen habe. Es kann also nunmehr keinem Zweifel unterliegen, dass die Haut des Regenwurms zu dem Nervensystem in doppelter Beziehung steht: sie bildet sowohl die Ursprungsstätte wie auch das Endigungsgebiet sensibler Nervenfasern. Wahrscheinlich dienen die epidermalen Endarborisationen zur gewöhnlichen Tastempfindung, die Sinneszellen zur Vermittelung specifischer Sinnesempfindungen.

[4] G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Polychaeten. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge IV. Stockholm 1892. p. 1.

Ist nun auch Lumbricus in seiner Eigenschaft als annulater Wurm in systematischer Beziehung nicht gerade als eine sehr niedrig stehende Form zu bezeichnen, so tritt uns bei ihm doch, in Bezug auf Sinnesorgane, ein ungemein primitives, ursprüngliches Verhalten entgegen, ein Typus, der vielleicht als Ausgangspunkt dienen kann für die Ableitung der Sinnesorgane im Allgemeinen. Durch den großen und wie es scheint gleichmäßigen Gehalt an Sinnesnervenzellen erscheint die Haut gleichsam als diffuses Sinnesorgan; besondere Sinnesorgane haben sich aus diesem Mutterboden noch nicht herausgesondert. Für die Feststellung des Entwicklungsmodus eines besonderen Sehwerkzeuges aus diesem diffusen Vorrath wollen wir uns an die Klasse der Mollusken halten, aus dem Grunde, weil eine solche phylogenetische Ableitung nirgends so leicht und so sicher gelingt wie hier. Es sind nämlich bei den Mollusken alle Zwischenformen zwischen dem Lumbricustypus und einem hochentwickelten Auge, wie etwa das der dibranchiaten Cephalopoden, die man sich nur theoretisch konstruiren könnte, thatsächlich realisirt, wir brauchen uns, um das allmähliche Werden eines hochorganisirten Sehorgans aus einfachen Anfängen heraus zu verstehen, nicht ganz fiktiver Formen zu bedienen, sondern können uns an wirklich bestehende Zustände halten, die in ihrer allmählich steigenden Komplikation eine fortlaufende Reihe der Entwicklung zeigen. Es ist hier nicht das erste Mal, dass eine solche Ableitung versucht wird, schon Braun[4], Fraisse[5] und Andere haben diesen Gedanken durchgeführt, doch meine ich, dass meine Ableitungen vollkommener und sicherer sind, als die meiner Vorgänger, durch den Nachweis, dass die Sehzellen — wenigstens bei den Cephalopoden — wirkliche Sinnesnervenzellen sind und dadurch, dass ich die Reihe durch einen indifferenten Ausgangspunkt, das Verhalten bei Lumbricus, ergänzen kann.

---

[1] W. Flemming, Die Haare tragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Archiv für mikr. Anat. Bd. V. 1869.

[2] G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Mollusken. Biol. Untersuchungen. Neue Folge IV. Stockholm 1892. p. 11.

[3] P. Samassa, Über die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zoologische Jahrbücher. Bd. VII. 1894. p. 593.

[4] M. Braun, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Bericht d. Naturf.-Versammlung in Baden. 1879.

[5] Fraisse, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.

Wenn wir also als hypothetischen Urzustand ein Verhalten annehmen, wo, wie beim Regenwurm, die Haut mit diffus verbreiteten Sinnesnervenzellen übersäet ist, so wird sich, wenn sich die Bildung eines specifischen Sehorgans einleiten soll, an einem Punkte in der Nähe des Gehirns eine kleine Koncentration von Sinnesnervenzellen einstellen; die dazwischenliegenden indifferenten Epithelzellen entwickeln Pigment in ihrem Inneren, während die Sinneszellen selbst an ihrer freien Fläche sich zu stäbchenartigen Cuticularbildungen umgestalten. Auf einer höheren Stufe lagert sich auch innerhalb der Sehzellen selbst Farbstoff ab. Dieses kleine Organ nun wird sich (wenn es zur Entwicklung eines richtigen bläschenförmigen »Camera-obscura-Auges« kommen soll), einerseits vielleicht zum Schutze gegen äußere Einwirkungen, andererseits auch in Anpassung an die kugelige Form eines als Sekret von Seiten der Zwischenzellen ausgeschiedenen gallertigen, zur Lichtbrechung dienenden Körpers, einer »Linse«, zu einem kleinen Grübchen vertiefen, das mit dem umgebenden Medium in offener Kommunikation steht. Ein solches offenes »Grubenauge« finden wir bei mehreren Prosobranchiern aus der Familie der Diotocardier, so bei Patella, Nacella, Haliotis (R. Bergh, Braun, Semper, Fraisse, Hilger[1] u. A.), Trochus (Carrière, Hilger); Fissurella bildet, wie es scheint, schon einen Übergang zu der nächst höheren Stufe, indem das Auge bald ein geschlossenes Bläschenauge darstellt (Fraisse), bald als offenes Grubenauge persistirt (Bergh, Braun). Merkwürdigerweise kehrt dieser so einfache Augentypus noch bei einem relativ hochorganisirten Mollusken, bei dem letzten Vertreter der in früheren Erdperioden so weitverbreiteten Familie der tetrabranchiaten Cephalopoden, bei Nautilus wieder. Nautilus hat, wie das Hensen (a. a. O. p. 203) zuerst nachwies, im Widerspruch zu seiner sonst so hohen Organisationsstufe ein sehr einfaches Grubenauge ohne Linse oder sonstige optische Hilfsapparate, und man darf dieses Auge um so mehr mit Grenacher »einen verkörperten Anachronismus« nennen, als die Retina in ihrem inneren Bau nach Hensen's Zeugnis durchaus nicht den einfachen Typus zeigt, den die Netzhäute der zu den Gastropoden gehörigen mit Grubenaugen versehenen Mollusken erkennen lassen, sondern genau den höher differenzirten Retinatypus der dibranchiaten Cephalopoden. — Auf dem

---

[1] C. Hilger, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. Morphol. Jahrbuch. Bd. X. 1885. p. 351.

Boden des Säckchens stehen bei allen Grubenaugen die Sinneszellen, die sich offenbar überall direkt in die Opticusfasern fortsetzen. Dieser Zusammenhang ist freilich einstweilen nicht mehr als eine wenn auch höchst wahrscheinliche, doch noch nicht sicher nachgewiesene Annahme; um hier volle Sicherheit zu erlangen, müssen noch wenigstens einige von diesen Formen auf diesen Punkt hin mit der Ehrlich'schen oder Golgi'schen Methode untersucht werden. — Seitlich geht die Netzhaut allmählich in das gewöhnliche Epithel der äußeren Körperbedeckung über.

Einen höheren Zustand treffen wir etwa bei Helix, und auch bei vielen anderen Gastropoden an. Die Grube schließt sich nun zu einem vollkommenen Bläschen, dessen hintere und seitliche Wandung die Netzhaut darstellt, während die vordere zum hinteren Cornealepithel wird. Der Hohlraum des Bläschens wird von einem rundlichen Gallertkörper, der »Linse«, ausgefüllt.

In der weiteren Entwicklung, wie sie uns das Cephalopodenauge darbietet, funktionirt die vordere Wand der Blase nicht mehr als ein Bestandtheil der Cornea, sondern findet andere Verwendung: aus ihren Epithelzellen geht die hintere Hälfte einer neuen Bildung: einer richtigen, epithelialen Linse hervor. Neue Faltenbildungen treten an der Hautstrecke auf, die das Augenbläschen äußerlich umgiebt, diese Falten bilden dann die Iris, die Cornea und bei den Octopoden auch noch jene äußere Hautfalte, die das Auge nach Art von Augenlidern schützt.

Würzburg, den 14. Juli 1894.

Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurms.

Von

Benedict Friedlaender (Berlin).

Mit Tafel XL.

Einige physiologische Versuche an Regenwürmern[1] veranlassten mich, an dem gerade vorhandenen Material auch auf einige histologische Dinge zurückzukommen, über die ich zum Theil schon vor 6 Jahren[2] berichtet habe und die seitdem der Gegenstand einiger anderer Arbeiten geworden sind. Sie betreffen großentheils die Deutung der drei »riesigen Fasern«, die auf der dorsalen Seite den ganzen Bauchstrang durchziehen. So auffallend diese drei Röhren auch sind, und so viel auch nachgerade über sie geschrieben worden ist, so sehr bedürfen sie dennoch in vielen Beziehungen weiterer Studien, da die Ansichten über sie noch immer nicht ganz geklärt sind, und besonders auch desshalb, weil es sehr wahrscheinlich ist, dass ein genaueres Verständnis dieser Gebilde, die Anfangs mehr für eine Art histologischer Kuriosität galten, auf die Anschauungen über den Bau der Nervenfasern wirbelloser Thiere überhaupt von Einfluss sein werden.

Schon die Bezeichnungsweise, wie »Riesenfasern«, »Neurochorde« etc. ist bei den einzelnen Autoren verschieden. Da nun Leydig nicht nur der Erste ist, der die fraglichen Bildungen genauer untersuchte, sondern auch gleich die richtige Ansicht aussprach, dass sie markhaltige Nervenfasern seien, so werde ich sie in Zukunft einfach die »Leydig'schen Fasern« nennen.

Was die umfangreiche Litteratur über unsern Gegenstand betrifft, so sind bis zum Jahre 1889 Listen darüber geführt worden, auf die ich in meiner Schrift über die markhaltigen Nervenfasern wirbelloser Thiere[1] hingewiesen habe.

---

[1] Die ich in diesem Jahrgange des »Arch. f. d. ges. Physiologie« mittheile.

[2] B. Friedlaender (1), Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. in: Diese Zeitschr. Bd. XLVII. 1888.

Seitdem sind, so weit mir bekannt, von Arbeiten, die speciell auf diese Gebilde Rücksicht nehmen, folgende neu hinzugekommen:

B. Haller, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. in: Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. 1889.

P. Cerfontaine, Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. in: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 3e sér. T. XXIII. No. 6.

G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Stockholm 1892.

M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Fasern bei Lumbricus. in: Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892. p. 133.

Nachdem Leydig gleich das Richtige getroffen hatte, haben viele der späteren Arbeiten, auch wenn sie im Einzelnen neue und sogar an sich richtige Dinge kennen lehrten, doch im Großen und Ganzen die Wirkung gehabt, den eigentlichen Kern der Sache zu verdunkeln; ja, es ist bekanntlich sogar so weit gekommen, dass man aus markhaltigen Nervenfasern — Stützorgane machen wollte! Die Ursache dieser Erscheinung sehe ich sowohl in einer durchschnittlich geringeren Sorgfalt der späteren Autoren, als auch besonders in der Anwendung umständlicher Färbungs- und Schnitt-Methoden, ohne hinreichende Kritik. Ein so weittragendes, unentbehrliches und unschätzbares Mittel zur Erforschung der feineren Morphologie nämlich auch jene Methoden geworden sind, so sehr können gerade sie auch auf Abwege führen, wenn sie nicht fortwährend und überall von einer sorgfältigen Kritik kontrollirt werden, die sich besonders darauf zu richten hat, welcher Art die Veränderungen sind, die durch die verschiedenen Chemikalien hervorgerufen wurden.

Während Hatschek[2] meine Angaben über die Leydig'schen Fasern bestätigt, Cerfontaine sich in einer augenscheinlich sehr sorgfältigen Arbeit gleichfalls in meinem Sinne ausspricht und meine Angaben in einigen wichtigen Punkten vervollständigt, und während auch Haller, trotz Widerspruchs in andern Beziehungen, doch wenigstens die Leydig-schen Fasern für Nervenfasern hält, ist von v. Lenhossék und von Retzius ihre nervöse Natur abermals in Abrede gestellt worden, und zwar offenbar hauptsächlich auf Grund der Ergebnisse, die sie bei Anwendung der »Golgi'schen Methode« erhielten. Wenn die Angaben dieser Autoren, von denen namentlich die Autorität eines Specialisten wie Retzius schwer in die Wagschale fallen dürfte, unwiderlegt blieben, so könnte es leicht dahin kommen, dass nach einiger Zeit die markhaltigen Fasern des Regenwurms gleichsam zum dritten Male neu entdeckt werden müssten.

---

[1] (2) Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. in: Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1889.

[2] Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. p. 138.

Leydig hatte, offenbar nach sorgfältiger Untersuchung, ganz unbefangen nach dem allgemeinen Aussehen der Gebilde geurtheilt, und sie für markhaltige Nervenfasern gehalten; später wurde dem von Einigen widersprochen; darauf hatte ich, nachdem ähnliche Gebilde bei Polychäten von Spengel und von Rohde als Ausläufer von Ganglienzellen nachgewiesen waren und nachdem Rohde auch schon die Vermuthung ausgesprochen hatte, dass die betreffenden Zellen beim Regenwurm wahrscheinlich in den hinteren Abschnitten liegen würden, jene Ganglienzellen in den letzten Segmenten des Regenwurms thatsächlich gefunden; Cerfontaine endlich hat jüngst die betreffenden Zellen auch für die mittlere Leydig'sche Faser im vorderen Ende aufgefunden, wo auch ich sie zwar schon gesehen hatte (1, p. 75), aber den Zusammenhang nicht mit Bestimmtheit ausfindig machen konnte. Über die nervenmarkähnliche Beschaffenheit der Röhrenwand hatte ich mich freilich selbst Anfangs getäuscht und jenen Punkt erst berichtigt (2), nachdem ich markhaltige Fasern wirbelloser Thiere in größerer Mannigfaltigkeit kennen gelernt hatte.

Die Gründe nun, mit denen v. Lenhossék und Retzius ihre abweichende Meinung stützen, sind folgende: erstens sollen sich die Leydig-schen Fasern bei Anwendung der Golgi'schen Methode niemals schwärzen und zweitens wird die Behauptung aufgestellt, dass sie ohne alle Verästelungen oder Abgabe von Seitenzweigen die ganze Länge des Wurms durchzögen. Die von Retzius (l. c. Bd. III, p. 2) beifällig citirten Worte v. Lenhossék's lauten: »Die drei »Kolossalfasern« sind der Imprägnation stets unzugänglich, stellen also offenbar keine Nervenfasern dar, was übrigens schon aus ihrer außerordentlich dicken, nirgends eröffneten Hülle, dem totalen Mangel von Seitenästen und der chordaartigen[!!] längs des ganzen Markes überall gleich dicken Beschaffenheit derselben hervorgeht.« — Prüfen wir nun diese Gründe auf ihre Stichhaltigkeit. Mit der Golgi'schen Methode habe ich selbst nur wenig Erfahrung; aber auch schon aus der Litteratur geht Folgendes unzweifelhaft hervor: 1) Es giebt nicht-nervöse Strukturelemente, die sich mit jener Methode nicht schwärzen; das wird allseitig zugegeben. 2) Es giebt nicht-nervöse Elemente, die sich schwärzen; das giebt z. B. v. Lenhossék für verschiedene, auch von ihm selbst für nicht nervös gehaltene Zellen in der Epidermis des Regenwurms an; ja, einmal hatten sich sogar die Blutgefäße geschwärzt (eine Angabe, bei der es übrigens als ein Glück erscheint, dass die

Blutgefäße als solche zu gut bekannt sind, um missgedeutet zu werden). 3) Es giebt nervöse Elemente, die sich durch die Golgi'sche Methode schwärzen; was allseitig zugegeben wird. 4) Es giebt nervöse Elemente, die sich bei Anwendung der Golgi'schen Methode nicht schwärzen; das geht z. B. daraus hervor, dass die meisten Autoren, besonders auch v. Lenhossék selbst, nicht müde werden, die Unzuverlässigkeit der Methode zu betonen; sehr oft bleibt die »Reaktion« ganz aus, in den meisten übrigen Fällen aber schwärzt sich nur ein Theil der Fasern, die anderen nicht.

Es sind also die möglichen Kombinationen sämmtlich verwirklicht, und bei nur einiger Vorsicht hätte schon desshalb aus dem Verhalten gegenüber der Golgi'schen Methode offenbar kein irgend wie beweiskräftig sein sollender Schluss gezogen werden können. Da nun aber v. Lenhossék anführt, dass die Schwärzung der Leydig'schen Fasern selbst dann unterbliebe, wenn sich alle feinsten Nervenverzweigungen etc. gefärbt hätten, so scheint er dabei, wenn das als Beweis gegen die nervöse Natur der Leydig'schen Fasern gelten soll, die Idee gehabt zu haben, dass es keine nervösen Elemente gäbe, die sich nicht wenigstens »mitunter«, d. h. wenn einmal (ausnahmsweise) die »Reaktion« besonders gut »gelungen« wäre, bei Anwendung der Golgi'schen Methode schwärzten. Aber auch die Annahme, dass v. Lenhossék von diesem Gedanken ausgegangen sein sollte, lässt uns im Stiche, wenn wir bei demselben Autor[1] lesen, dass der Eintritt der Golgi'schen sogenannten »Reaktion« bei Raja asterias »offenbar wegen der schon vorhandenen Markscheiden« »unvollkommen« war. Also das Vorhandensein einer Markscheide erschwert zugestandenermaßen den Eintritt der »Reaktion«! Nun habe ich in meiner Neapler Arbeit (2) die nervenmarkähnliche Natur der Scheide der Leydig'schen Fasern des Mastobranchus und Lumbricus sehr ausführlich beschrieben; es hätte also doch wohl näher gelegen, das hartnäckige Ausbleiben der »Reaktion« auf das Vorhandensein einer Markscheide als auf die vermeintliche nichtnervöse Natur der ganzen Gebilde zurückzuführen, wenn man überhaupt den an sich unbestimmten und fragwürdigen Satz gelten ließe, dass sich alle (nichtmarkhaltigen) Fasern wenigstens mitunter schwärzten. Somit ist die Thatsache der Nichtschwärzung, die den ersten Grund v. Lenhossék's gegen die nervöse Natur der Leydig'schen Fasern abgiebt, für unsere Frage völlig bedeutungslos.

Wenn möglich noch schlimmer steht es aber mit seinem zweiten

---

[1] M. v. Lenhossék, Beiträge zur Histologie des Nervensystems. Wiesbaden 1894. p. 41.

Grunde: die angebliche Thatsache des Fehlens von Verzweigungen der LEYDIG'schen Fasern ist nämlich einfach falsch. Ich hatte von jenen Dingen eine ziemlich eingehende Beschreibung sowie auch Zeichnungen geliefert, die dann auch von HATSCHEK und von CERFONTAINE bestätigt worden sind. Allein, es scheint so, als ob es v. LENHOSSÉK und merkwürdigerweise auch RETZIUS, welche Beide meine darauf bezügliche Arbeit erwähnen, also vermuthlich kennen, nicht gelungen wäre, die betreffenden Dinge zu sehen und als ob sie desswegen meine Angaben und Zeichnungen keiner weiteren Beachtung für werth gehalten hätten. Das war namentlich der Grund, wesswegen ich mich der Mühe unterzog, nochmals einige Hinterenden von Regenwürmern nach der früher bewährten Methode zu härten und von kundiger Hand in Schnittserien zerlegen zu lassen[1]. Dass die Härtung in Osmiumsäure das einzige Mittel ist, jene Verhältnisse deutlich und unzweifelhaft zu sehen, hat einen sehr einfachen Grund: Es handelt sich um Öffnungen der Scheide; um ihre Öffnungen oder Verzweigungen zu sehen, ist es also offenbar erforderlich, die Scheide selbst zu konserviren. Das ist aber nur durch die Osmiumsäure[2] möglich, da bei Behandlung mit allen sonst üblichen Reagentien die Alkohollöslichkeit eines wesentlichen Bestandtheils der Scheidensubstanz nicht aufgehoben wird. Wenn man ein Stückchen Bauchstrang in destillirtem Wasser auf dem Objektträger etwa $^1/_2$ bis 1 Stunde aufbewahrt und nöthigenfalls mit dem Deckgläschen ein wenig quetscht, so entwickeln sich aus den LEYDIG'schen Fasern Myelinformationen, die zwar nicht ganz so charakteristisch sind, wie diejenigen des Mastobranchus oder der Wirbelthiernerven oder auch des Palaemon, aber deutlich genug, um von jedem Unbefangenen für solche gedeutet zu werden; ich verweise betreffs dieser Dinge auf meine Neapler Arbeit (2).

Lässt man nun von der einen Seite starken Alkohol zufließen, indem man auf der anderen Seite das Wasser mit Fließpapier absaugt, so kann man die theilweise Löslichkeit der Tröpfchen sehr gut unmittelbar sehen. Es ist also selbstverständlich, dass man ein Organ (d. h. die Wand der LEYDIG'schen Fasern), dessen Einzelheiten (d. h. Verzweigungen) man studiren will, nicht vorher auflösen darf. Da sich ferner, wie schon früher angegeben, der Eintritt von Ganglienzellfortsätzen und im Zusammenhange damit die größeren Öffnungen der LEYDIG'schen Fasern am Hinterende des Wurms finden, so muss man natürlich darauf achten, dass die Würmer nicht etwa, was beim Nachgraben nach

---

[1] Meine alten Präparate sind mir zum Theil abhanden gekommen.

[2] Einigermaßen auch durch doppeltchromsaures Kali, das sie aber nicht färbt.

Regenwürmern mit dem Spaten häufig geschieht, ihr Hinterende eingebüßt haben. Ich führe diese selbstverständlichen Dinge nur desshalb hier ausdrücklich an, weil vielleicht ihre Nichtbeachtung die Ursache des Widerspruchs war; denn beim Befolgen der angegebenen Methode sind die Dinge so leicht zu sehen und so deutlich, dass sie sich bei nur einigermaßen sorgfältigem Zusehen der Beobachtung nicht entziehen können, nachdem erst einmal genauere Angaben über die Stellen und die anzuwendenden Methoden vorhanden waren.

Da sich aber nun Beschreibungen und Zeichnungen als unvermögend herausgestellt haben, Jedermann zu überzeugen, so habe ich einige Photographien angefertigt, deren Reproduktion selbstverständlich nach Platten geschah, auf denen nichts retouchirt worden ist. Falls aber die Reproduktion auch nur annähernd so gut ausfällt, wie direkte Abzüge auf Kopierpapier, so glaube ich, dass wenigstens, was die Öffnungen und Verzweigungen der Leydig'schen Fasern betrifft, auch die am meisten skeptischen Autoren überzeugt werden müssen. Dass sich nicht der ganze Anastomosenkomplex auf einem Schnitt befindet, ist selbstverständlich, aber ich glaube, dass jene Photographien trotzdem geeignet sind, auch in dieser Hinsicht die letzten Zweifel zu zerstreuen; denn wo auch der unmittelbare Zusammenhang des Ganglienzellfortsatzes mit dem Seitenästchen der Leydig'schen Faser nicht sichtbar ist, da ist doch erstens deutlich erkennbar, dass der Fortsatz die Richtung auf die Leydig'sche Faser nimmt, zweitens ist namentlich auch das allgemeine, auffallend helle Aussehen der Zellfortsätze sowie der Seitenästchen der Leydig'schen Fasern so charakteristisch und dabei so übereinstimmend, dass ich kaum nochmals hervorzuheben brauche, dass ich an vielen Beispielen durch Besichtigung auf einander folgender Schnitte den wirklichen Zusammenhang mit aller wünschenswerthen Sicherheit nachweisen konnte (cf. Fig. 1—9, 19, 20, besonders Fig. 6 und 7, die zwei auf einander folgende Schnitte darstellen).

An den neu angefertigten Schnitten habe ich nun noch einige neue Beobachtungen machen können. In meiner ersten Arbeit hatte ich angegeben, dass die beiden seitlichen Leydig'schen Fasern ihren Ursprung aus zwei Ganglienzellen nähmen, die, auf der ventralen Seite des Bauchstranges liegend, ihre Fortsätze mit einigen Schlängelungen nach oben sendeten, wo sie dann nach vorn umbögen, die dicke Scheide erhielten (deren nervenmarkartige Beschaffenheit ich damals freilich noch verkannte) und hinfort längs verlaufend eben die bisher so fraglichen Gebilde darstellten. Schon in meiner ersten Arbeit (p. 81 Anm.) aber hatte ich auch darauf hingewiesen, dass dieses Verhalten nicht in allen Fällen zutreffe, sondern dass man mitunter die Leydig'schen Fasern noch hinter jenem am weitesten nach hinten liegenden Zusammenhang mit Ganglienzellen eine Strecke weit verfolgen könne. Nachdem ich nun eine noch reichhaltigere Auswahl von Präparaten durchmustert habe, gelange ich dazu, Dasjenige, was ich damals als die Ausnahme betrachtete, nunmehr für die Regel zu halten: das äußerste Ende der Fasern, so weit sich diese überhaupt mit Sicherheit verfolgen lassen, was wegen Verschwindens der dicken Markscheide und der großen Abnahme der Dicke des ganzen Organs schwierig ist, liegt in der Regel noch hinter dem letzten sicher nachweisbaren Zusammenhang mit Ganglienzellen. Daraus wird man wohl schließen müssen, dass sich die Ausläufer jener letzten, mit der Leydig'schen Faser zusammenhängenden Zellen, in der Weise gablig theilen, dass der eine Ast nach vorn, der andere nach hinten geht. Übrigens giebt es in den Details doch mehr Varietäten, als man glauben sollte; wenn ich auch, wie gesagt, die Öffnungen der Leydig'schen Fasern und die zugehörigen Zellen in keinem Falle vermisste, und die gegentheiligen Angaben mit aller Bestimmtheit auf mangelhafte Beobachtung zurückführen muss, so habe ich doch in einzelnen Fällen Abweichungen in anderer Beziehung gefunden, die entweder als Anomalien gelten müssen oder auf Speciescharaktere oder Eigenthümlichkeiten verschiedener Altersstadien zurückzuführen sein dürften. Dass ich bei Criodrilus auf einem Präparate des Herrn Dr. Collin einmal vier Leydig'sche Fasern sah, erwähnte ich schon früher; jetzt fand ich (Fig. 19) dasselbe auch bei einem andern Regenwurm, wobei die kleine, unter der medianen liegende, vierte Faser sich als ein Seitenästchen herausstellte, das in diesem Falle nicht, wie gewöhnlich, ventralwärts zog, sondern längs umbog, so dass es auf dem Schnitte quer getroffen wurde. In einem andern Falle, in dem ich aber nur einige Schnitte machte, fanden sich sogar fünf ziemlich dicke Leydig'sche Fasern (Fig. 18); nach Allem, was ich gesehen habe, handelt es sich auch hier um Verzweigungen, übrigens aber wahrscheinlich um eine entschiedene »Anomalie«, die vielleicht damit zusammenhängen könnte, dass möglicherweise ein regenerirtes Stück vorlag. Jedenfalls wäre es gut, wenn sich künftige Beobachter auch um die untersuchte Species kümmerten; ich kann mich in dieser Hinsicht selbst nicht von Vorwürfen freisprechen; zeigt doch z. B. das Verhalten der Capitelliden, dass selbst nahe verwandte Würmer recht ansehnliche Verschiedenheiten in den Details ihres Bauchstranges darbieten können. Indem ich wegen der Einzelheiten auf meine frühere Arbeit hinweise, möchte ich hier nur noch einige Kleinigkeiten ergänzend hinzufügen. Ich fand Öffnungen oder Verzweigungen, d. h. den Abgang dünner, nach unten ziehender Seitenästchen erstens auf dem Niveau des einfachen Nerven; von diesen kann ich aber nicht behaupten, dass sie konstant wären; es mag sein, dass sie in einigen der hier allein in Betracht gezogenen hintersten Ganglien fehlen. Ausnahmslos jedoch fand ich auf dem Niveau der zweiten Wurzel des Doppelnerven an den beiden seitlichen LEYDIG'schen Fasern nach unten abgehende, annähernd symmetrische Ästchen; ich glaube zwar, dass auch diejenigen der mittleren Faser konstant sind, kann das aber nicht mit ganz gleicher Bestimmtheit behaupten. Die Markscheide der LEYDIG'schen Faser begleitet die abgehenden Ästchen nur ein kleines Stück weit und hört dann auf. Jedes der abgehenden Ästchen theilt sich dann gablig, in der Weise, dass sich der eine Zweig nach rechts, der andere nach links wendet. Ferner habe ich noch nachzutragen, dass sich die Ganglienzellen, deren Fortsätze in den Inhalt der LEYDIG'schen Fasern eintreten, in so vielen Fällen als unzweifelhaft bipolar herausstellten, dass ich mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen glaube, dass dies immer der Fall sei; der eine Fortsatz wendet sich zunächst nach innen oder medianwärts, der andere nach außen oder lateralwärts; letzterer tritt in die LEYDIG'sche Faser ein (Fig. 6 u. 7). Nach Allem, was ich an vielen Präparaten gesehen habe, muss an den betreffenden Stellen eine verwickelte Anastomose zwischen allen drei LEYDIG'schen Fasern — durch Vermittelung der abgehenden Ästchen —, der zugehörigen Ganglienzellen, sowie der zweiten Wurzel des Doppelnerven vorhanden sein. Der ganze Anastomosenkomplex, wie auch das Innere der LEYDIG'schen Fasern und die zugehörigen Ganglienzellen heben sich sehr auffallend hell von den übrigen Gewebselementen ab (vgl. die Photographien 1, 6, 7, 9, 15, 20); sie werden durch die Osmiumsäure weit weniger gebräunt, wie die übrigen Theile und namentlich auch wie die übrigen Ganglienzellen und sind desswegen sehr leicht aufzufinden. Nur die Inhaltsmasse der Seitenästchen der LEYDIG'schen Fasern bräunt sich allerdings etwas stärker, als die fast ganz hell bleibende Inhaltsmasse der Hauptstämme der Fasern, was sich sehr einfach durch die Annahme erklären würde, dass die geringere Dicke der Markscheide der Osmiumsäure dort das Eindringen erleichtere.

B. HALLER stimmt mir in seiner letzten Arbeit in vielen Punkten zu; namentlich hält auch er die LEYDIG'schen Fasern für Nervenfasern. Bevor ich aber nun auf einige andere Punkte eingehe, in denen er mir widerspricht, will ich ein Missverständnis beseitigen, zu dem meine Bemerkung den Anlass gegeben zu haben scheint, dass ich in meiner ersten Arbeit ausdrücklich darauf verzichtete, auf die Streitfragen über die letzten Feinheiten der Struktur der Nervenfasern einzugehen. HALLER glaubt nämlich anscheinend daraus den Schluss ziehen zu sollen (p. 76

Anm.), dass ich nur mit unverhältnismäßig groben Schnitten gearbeitet hätte, was durchaus nicht der Fall ist; da Haller angiebt, dass er immer freihändig geschnitten habe, ich aber annehme, dass selbst die größte Geschicklichkeit nicht die Vollkommenheit guter Präcisionsinstrumente erreiche, so glaube ich eher das Gegentheil. — Haller hat sich große Mühe gegeben, das feine Wabenwerk, zu dem die Scheide der Leydigschen Fasern auf dem Querschnitt zu werden pflegt, wenn sie nicht durch die Einwirkung von Osmiumsäure gegen diejenige des Alkohols widerstandsfähig gemacht worden ist, in seinen Einzelheiten zu studiren und abzubilden. Er hält die feinen Fäserchen, deren allgemeines Aussehen unter Andern auch ich schon früher beschrieben und gezeichnet habe, für abgehende Nervenfasern; er giebt an, dass auch ich diese Formen schon gesehen hätte, was richtig ist, dass ich sie aber wegen »Unkenntnis der feineren Verhältnisse« falsch gedeutet hätte; was auch richtig ist, wenigstens in so fern, als ich ja die ganze nervenmarkähnliche Beschaffenheit der Scheide nicht verstanden hatte. Jedenfalls bin ich aber im Irrthum doch nicht so weit gekommen, wie Haller: das Wabenwerk, ob es nun zum Theil einer präformirten Bildung entspricht oder nicht, ist weiter nichts, wie der in Alkohol und den üblichen Kohlenwasserstoffen unlösliche Antheil der Scheide. Übrigens sieht man dies Maschenwerk ganz gut an Fig. 12, 16, 17.

Wenn Haller gegen meine Eintheilung der Ganglienzellen in Gruppen protestirt, so gebe ich ihm hierin in so weit Recht, als auch ich, namentlich jetzt, Präparate erhalten habe, wo die Zellen so dicht gedrängt stehen, dass eine Eintheilung vollständig willkürlich erschiene; doch hatte ich auch das schon früher angedeutet. Vielleicht sind hier Unterschiede zwischen den vorderen, mittleren und hinteren Partien des Wurms, vielleicht auch Alters- oder Art-Unterschiede maßgebend. Entschieden widersprechen muss ich aber der Angabe von Haller, dass eine Sonderung des Bauchstranges in drei Hauptfaserzüge, wie ich sie angegeben hatte, nicht vorhanden sei. Mit Ausnahme des äußersten Vorder- und des äußersten Hinter-Endes erinnere ich mich nicht, auch nur einen einzigen Querschnitt durch den Bauchstrang auf dem Niveau einer Kommissur gesehen zu haben, auf dem dies nicht ganz deutlich gewesen wäre; meist ist auch jene Sonderung noch auf dem Niveau des einfachen Nerven erhalten (Fig. 10, 12, 13, 17). Ob nun freilich die Scheidewände, die die beiden Hauptfaserstränge nach innen von dem medianen Nerven trennen, passender mit dem Namen »Bindegewebe«, wie ich sie nannte, oder mit dem Namen »Neuroglia«, wie Haller denselben Gewebstypus nennt, bezeichnet werden, darüber will ich nicht streiten.

Was ich aber nochmals betone, ist das, dass an den bezeichneten Stellen regelmäßig die Nervenfaserzüge des Bauchstrangs durch eine Art von Septen in zwei dicke, seitliche und einen viel dünneren, mittleren Strang, gesondert sind. Die Septen treten dadurch hervor, dass sie eine andere Struktur zeigen, wie die Nervenfasern, dass sie ziemlich reich an kleinen, spindelförmigen Zellkernen sind, was namentlich bei Hämatoxylinfärbung deutlich ist, und dass sie bei Behandlung mit Osmiumsäure eine Schattirung dunkler werden, wie die anderen Theile, natürlich mit Ausnahme der fast ganz schwarzen Markscheide der Leydig'schen Fasern. Ich bestehe ausdrücklich auf diesem Befunde, weil das Vorhandensein eines medianen Nerven auch beim Regenwurm nicht ganz ohne Interesse ist. Allerdings ist zuzugeben, dass die Sonderung in die drei Faserbündel nur auf dem Niveau der Kommissuren vorhanden ist, also, wegen der gedrängten Folge der Ganglien und der Kürze der Kommissurstellen beim Regenwurm, nur auf verhältnismäßig kurzen Strecken. Das konnte man aber von vorn herein nicht anders erwarten, da ja bei allen Thieren mit Bauchstrang die etwa vorhandene Sonderung in Faserzüge nur in den Kommissuren deutlich zu sein und die Faserzüge in den Ganglien mit einander zu verschmelzen pflegen. Wahrscheinlich hat Haller bei seiner anscheinenden Abneigung gegen die Anwendung des Mikrotoms — die ich übrigens theile, aber erforderlichen Falls doch überwinde — nur wenige Querschnitte durch die so kurzen Kommissurstellen erhalten.

In meinen früheren Arbeiten habe ich absichtlich eine große Zurückhaltung gegenüber den Fragen bewahrt, die sich auf die feinere und feinste Struktur der gewöhnlichen Nervenfasern, d. h. der die große Mehrzahl bildenden, nicht kolossalen, beziehen. Ich that das, weil ich sowohl aus der Litteratur, als auch aus der Betrachtung der Gegenstände selbst den Eindruck gewonnen hatte, dass es sich hier um außerordentlich heikle Dinge handle. Auch jetzt glaube ich noch, dass es voraussichtlich lange dauern wird, ehe hierin das letzte Wort gesprochen werden kann oder vielmehr, ehe wenigstens die Hauptfragen als entschieden gelten können.

Wenn ich hier nun den Gesammteindruck, den ich aus einer sehr großen Zahl von verschieden behandelten Präparaten gewonnen habe, kurz aus einander setze, so thue ich das aus dem Grunde, weil ich glaube, dass das nur der Sache nützen kann, zumal wenn ich ausdrücklich betone, dass ich mir sehr wohl bewusst bin, hier mit viel geringerer Bestimmtheit urtheilen zu können, als in vergleichsweise einfacheren Fragen, wie z. B. derjenigen nach den Verästelungen der

Leydig'schen Fasern, obwohl ja sogar diese einigen Autoren entgehen konnten.

Auf feinen Schnitten von Stücken, die mit Osmiumsäure behandelt wurden, sieht man regelmäßig ein zartes, dunkles Netzwerk, welches eine sehr große Menge von hellen Räumen einschließt. Diese Räume sind von recht verschiedener Größe, die meisten aber sehr klein; im Ganzen glaube ich, dass sie sich um so mehr einer vollkommenen Kreisgestalt nähern, je besser die Präparate behandelt wurden (Fig. 10, 11, 13, 15).

Die Fäden des Netzwerks sind immer viel dunkler als das Innere; je nach der Zeit, während der die Osmiumsäure einwirkte, sind sie gelblich, bräunlich bis schwärzlich; ist die Osmiumsäure aber durch Holzessig nach der in meiner ersten Veröffentlichung angegebenen, mir von v. Mährenthal empfohlenen Methode reducirt worden, so sind die Fäden fast ganz schwarz. Man sieht in diesem Falle auf Querschnitten mit großer Deutlichkeit (vgl. Fig. 10, 11, 13) eine Menge kleiner, schwarzer Kreise mit hellem Inneren, in welchem hier und da verschieden geformte, gleichfalls ein wenig gefärbte Gerinnsel liegen; auch diese sieht man stellenweise auf den beigegebenen Photographien sehr gut. Die schwarzen Kreise sind es nun, die in ihrer Gesammtheit, namentlich wenn sie bei Anwendung anderer Methoden etwas weniger deutlich sind, das »Netzwerk« bilden. Auf Längsschnitten sieht man, entsprechend den schwarzen Kreisen der Querschnittsbilder, feine schwarze Linien (Fig. 14), von denen je zwei, parallel verlaufend, einen etwas helleren Streifen zwischen sich einschließen, also die Auffassung bestätigen, dass wir es mit Röhren zu thun haben, deren Wand durch die Reagentien geschwärzt wurde. Ich sehe bei dieser Beschreibung zunächst von einigen Stellen ab, die ziemlich große Abweichungen zeigen und die ich daher gesondert besprechen will. Die bisher beschriebenen Bilder lassen sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die betreffenden Strukturelemente aus kleinen Röhrchen bestehen, deren Wand — nach der erwähnten Behandlung mit Osmiumsäure — schwärzlich, und deren Inneres bis auf kleine Gerinnsel hell ist. Wo man nun Gelegenheit hat, namentlich die dickeren Fortsätze der Ganglienzellen zu sehen, da zeigt sich, dass diese in ihrem Aussehen mit jenen Röhrchen in der Weise übereinstimmen, dass der Ganglienzellfortsatz dem Röhreninhalte, d. h. den helleren Partien oder den Gerinnseln, die im Inneren der Röhren liegen, jedenfalls aber nicht den Röhrenwandungen, deren Gesammtheit auf Querschnitten das dunklere Netzwerk bildet, entspricht. Somit komme ich zu der Ansicht, dass das helle Innere, oder die darin liegenden Gerinnsel das eigentlich Nervöse sind, die schwärzlichen Ringe dagegen, deren

Gesammtheit das Netzwerk darstellt, der Ausdruck der Querschnitte von Scheiden sind, welche die Nervenfasern umgeben. Ich stelle mir daher die nervösen Strukturelemente — immer abgesehen von den bereits erwähnten, später zu besprechenden Gebilden anderer Art — folgendermaßen vor: ich glaube, dass die meisten Nervenfasern nach dem Schema einer Röhre gebaut sind, also eine Wand und einen Inhalt unterscheiden lassen, von welchen nur der letztere als das eigentlich Nervöse angesehen werden kann. Es fragt sich nun, ob wir noch irgend etwas Genaueres über die nähere Beschaffenheit sowohl der Scheide als auch des Inhalts erfahren können. Der Umstand, dass das Innere bei Anwendung der Osmiumhärtung so schlecht, die Scheiden hingegen so gut konservirt sind, legt den Schluss nahe, dass die Osmiumsäure die Scheiden nur schlecht durchdringe, um so mehr, als sie ja diese ziemlich stark schwärzt, oder doch bräunt, also offenbar zum Theil gebunden wird. Das Innere, nach seiner außerordentlich starken Schrumpfbarkeit zu urtheilen, muss eine sehr wasserreiche Masse sein. Will man die Osmiumsäurebilder in der Weise ergänzen, dass man das Innere möglichst gut konservirt haben will, unter Verzicht auf die gute Erhaltung der Scheiden, so kann ich am meisten die Anwendung der schon früher von mir angegebenen Mischung aus etwa 50%igem Alkohol und koncentrirter wässeriger Sublimatlösung zu gleichen Raumtheilen empfehlen. Das Röhreninnere, das bei Anwendung der Osmiumsäure fast ganz hell, fast wie Lücken aussieht, oder vielmehr großentheils wirklich leer ist, und in dem nur hier und da verschieden geformte Gerinnsel liegen, bleibt zwar auch dann hell, wird aber offenbar völlig kompakt. Die Röhrenwandungen aber, die bei Anwendung der Osmiumsäure, und namentlich bei nachher bewirkter Reduktion der Osmiumsäure durch Holzessig so scharf in dunkler Färbung hervortreten (Fig. 10, 11, 13), sind hier ganz unscheinbar geworden (Fig. 12, 17). Der Leser, dem die markhaltigen Fasern, speciell die der Wirbellosen, bekannt sind, wird schon jetzt auf den nunmehr ausdrücklich auszusprechenden Gedanken kommen: Die Bilder, die man bei Anwendung der verschiedenen Härtungsmittel erhält, glaube ich alle mit einander nur unter einer einzigen Annahme befriedigend erklären zu können, die zudem noch den Vorzug hat, dass durch sie das so verschiedene Aussehen der Fasern von Palaemon, dasjenige der Leydig'schen Fasern, kurz aller derjenigen, die ich als »markhaltige Fasern wirbelloser Thiere« in meiner Neapler Arbeit ausführlich gekennzeichnet habe, unter dasselbe Schema gebracht werden könnte. Ich muss aber noch in einer anderen Beziehung auf diese frühere Arbeit verweisen, nämlich was den dort geführten Nachweis anbelangt, dass das

»Nervenmark« oder besser die »nervenmarkartigen Substanzen« nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ in verschiedenen Gradabstufungen vorkommen; in der Weise, dass es nicht nur Markscheiden von allen möglichen Dicken giebt, von den feinsten bis zu solchen von sehr ansehnlicher Dicke, sondern dass auch die für charakteristisch angesehenen Eigenschaften des Nervenmarks in verschiedenem Grade entwickelt sind. Ich hatte schon damals darauf hingewiesen, dass sich nach meinen bisherigen Erfahrungen vielleicht folgende Stufenleiter angeben ließe. An der Spitze steht Mastobranchus, d. h. seine kolossal entwickelten Leydig'schen Fasern; darauf erst folgen in einigem Abstande die markhaltigen Fasern der Wirbelthiere und die von Palaemon; in ziemlich weitem Abstande folgen dann die Leydig'schen Fasern der Regenwürmer; dann die von Dasybranchus, einer nahen Verwandten des Mastobranchus. Als charakteristische Eigenschaften des Nervenmarks sehe ich bei Aufstellung dieser Stufenleiter folgende an: 1) Starke Lichtbrechung. 2) Doppelbrechung in dem in meiner Neapler Arbeit ausführlich angegebenen Sinne. (Beiläufig bemerke ich, dass ich die Beobachtung im polarisirten Lichte mit Einlegung eines Gipsplättchens »Roth erster Ordnung« für die bequemste Methode von allen halte, um stark markhaltige Fasern sofort sichtbar zu machen. Die Leydig'schen Fasern des Regenwurms treten z. B. hierbei sehr schön hervor, wenn auch, der angegebenen Stufenfolge entsprechend, nicht ganz so auffallend wie diejenigen von Mastobranchus.) 3) Schwärzbarkeit durch Osmiumsäure. 4) Neigung zur Bildung der sogenannten Myelinformationen.

Ich musste nothwendigerweise daran erinnern, dass es alle möglichen, und zwar sowohl qualitativen wie quantitativen Übergänge von sehr stark markhaltigen Nervenfasern bis zu solchen giebt, bei denen das Mark gerade noch mit Mühe nachweisbar ist. Erst wenn man sich damit vertraut gemacht hat, wird es als eine wenigstens diskutable Ansicht erscheinen, dass, wie ich beinahe zu vermuthen geneigt bin, das Bauchmark des Regenwurms vorwiegend aus markhaltigen Fasern bestehe. Ich brauche nicht erst zu betonen, dass es sich dabei nur um solche handeln könnte, bei denen das Mark quantitativ wie qualitativ sehr wenig entwickelt wäre. Die Gründe, welche mich zu dieser, mit der herrschenden so widerstreitenden Ansicht geführt haben, sind folgende: 1) Würde das Vorhandensein dünner Markscheiden erklären, warum man bei Anwendung einer ausgiebigen Einwirkung von Osmiumsäure, besonders aber wenigstens bei nachträglicher Reduktion mit Holzessig, feine schwarze Ränder um alle Nervenfasern erhält, Ränder, deren Gesammtheit das schon oft erwähnte Netzwerk auf

Querschnitten zusammensetzt (Fig. 10, 11, 13, 15). 2) Wäre es verständlich, warum der Inhalt der Röhren bei Anwendung von Osmiumsäure im Allgemeinen wenig gut erhalten wird: die angenommenen Markscheiden würden jenes Reagens theilweise wegen ihrer wahrscheinlich sehr geringen Durchlässigkeit für wässerige Flüssigkeiten überhaupt, theilweise aber desshalb, weil sie selbst die Osmiumsäure binden, vom Inhalte abhalten. 3) Wäre es verständlich, warum gerade bei Anwendung einer alkoholhaltigen Sublimatlösung (Fig. 12, 17) zwar die Scheiden sehr unscheinbar werden (oder mit anderen Worten das Netzwerk sehr undeutlich wird), die Inhaltsmasse aber sehr gut erhalten bleibt: der Alkohol löst die Markscheide auf, und das Sublimat bringt die plasmatische Inhaltsmasse zum Gerinnen. 4) Ich habe wiederholt gesehen, dass sich beim Aufbewahren eines Stückchens Bauchmark, besonders beim Quetschen mit dem Deckglase, Tröpfchen entwickeln, die einem Myelin »geringer Qualität«, wenn ich mich so ausdrücken darf, sehr gut entsprechen, und die sich anscheinend nicht ausschließlich aus den stark markhaltigen Leydig'schen Fasern, sondern auch aus anderen Theilen des Bauchmarks, ja sogar aus den segmentalen Nerven zu entwickeln schienen. 5) Würde sich bei meiner Annahme eine principielle Übereinstimmung mit solchen Thieren ergeben, die den Anneliden sehr nahe stehen, und die unzweifelhaft markhaltige Nervenfasern haben, besonders Palaemon; ein Querschnitt durch eine Kommissur des Bauchstrangs dieses Thieres liefert in der That Bilder (vgl. Zeichnung Nr. 1 in meiner Neapler Arbeit), die sich von den entsprechenden Präparaten des Regenwurms wesentlich nur durch die Größe der Elemente und die Dicke der schwarzen Ringe unterscheiden (Fig. 13). Allerdings genügt bei Palaemon, wegen der Massenhaftigkeit des Marks seiner Nervenfasern, eine viel geringere Einwirkung der Osmiumsäure. Übrigens aber findet man auch bei Palaemon Stellen auf den Querschnittsbildern, wo die Nervenfasern fast so dünn sind wie beim Regenwurm, und noch dazu durch alle möglichen Zwischenformen mit den dickeren und dicksten verbunden sind. Ich würde auch die Leydig'schen Fasern selbst mit zum Vergleiche heranziehen, wenn nicht ihre Eigenschaft als markhaltiger Nervenfasern, wenn auch irrthümlicherweise, noch von Einigen bezweifelt würde. 6) Würde bei Zugrundelegung meiner Annahme die Nervenhistologie überhaupt ein einheitlicheres Aussehen gewinnen: Die Nervenfasern auch der Anneliden wären demnach nach demselben Schema gebaut, wie die best bekannten von allen, die markhaltigen Fasern der Wirbelthiere.

Nochmals hebe ich aber hervor, dass ich nur die Absicht habe, diesen Gedanken anzuregen, indem sich nämlich vielleicht beim

Studium der betreffenden Elemente bei noch anderen Thierklassen zeigen wird, dass auch dort ähnliche Verhältnisse obwalten. — Es wäre ja allerdings überraschend, wenn sich schließlich das Dogma von dem Vorhandensein nur »markloser« Fasern bei wirbellosen Thieren, das eigentlich erst kürzlich ins Wanken gekommen ist, vollständig verflüchtigen würde.

Nun muss ich aber nochmals an gewisse andere Elemente erinnern, die von Vielen gesehen worden sind, und die ich z. B. in meiner ersten Arbeit namentlich im Gehirn (Oberschlundganglion) des Regenwurms beschrieben habe. Es sind das keine Röhren, wenigstens keine von erkennbarem Durchmesser, sondern äußerst feine Fäserchen, die besonders im Gehirn ein unentwirrbares Chaos darzustellen scheinen. Sie bilden den größeren Theil der Centralmasse des Gehirns und lassen zudem noch in so fern zwei Typen unterscheiden, als sich die eine Partie viel dunkler, als die andere färbt; auch im Bauchstrang findet man, wie ich schon früher beschrieb, ähnliche Partien, wenn auch in viel geringerer Ausdehnung. Da diese feinfaserige Substanz nun gerade im Gehirn, dessen Hauptmasse sie sogar ausmacht, anzutreffen ist, so kann man füglich ihre nervöse Natur nicht bezweifeln[1]. Um aber auch diese Strukturelemente unter unser Schema zu bringen, oder doch wenigstens mit ihm in einige Verbindung zu setzen, müsste man sich erstens die angenommene dünne Markscheide der gewöhnlichen Fasern fortdenken und sich zweitens den Durchmesser des ganzen Gebildes sehr verringert denken. Allein hier gelangen wir noch mehr in das Gebiet bloßer Annahmen; desshalb will ich auch nur ganz andeutungsweise anführen, dass der morphologische Unterschied vielleicht mit physiologischen Unterschieden zusammenhängt; man könnte denken, dass die dickeren, röhrenförmigen, mehr oder weniger markhaltigen Fasern motorisch und die dünnen sensibel seien. Diese Hypothese wird ein ganz klein wenig dadurch gestützt, dass, wie ich fand und in diesem Jahrgang des »Arch. f. d. ges. Physiologie« veröffentlicht habe, die vollständige Abtragung des Oberschlundganglions wenigstens nur so geringe motorische Störungen hervorruft, dass man sie kaum noch als Störungen bezeichnen darf und sorgfältig nach ihnen suchen muss, um sie überhaupt zu finden; wobei daran zu erinnern ist, dass sich auch im Oberschlundganglion einige wenige größere Ganglienzellen und entsprechende dickere Fasern vorfinden. Übrigens hat Steiner bereits ähnliche Ergebnisse bei Polychäten veröffentlicht.

---

[1] Nach Lektüre der wichtigen Rohde'schen Untersuchungen an Hirudineen finde ich, dass, wie am Schlusse aus einander gesetzt werden soll, dennoch eine andere Auffassung möglich ist; die Fäserchen könnten Stützsubstanz, und die zwischen ihnen befindliche, viel unscheinbarere Masse, das eigentlich Nervöse sein.

Ich lege viel Gewicht auf die beigegebenen Photographien, weniger auf diejenigen, welche die Verästelungen der Leydig'schen Fasern mit den zugehörigen Ganglienzellen zeigen, als besonders auf die Fig. 10—13. Natürlich erhält man weniger einfache Bilder, wenn man die Querschnitte auf dem Niveau des Ganglions macht; denn erstens finden sich dort außer den längs verlaufenden, auf Querschnitten also senkrecht durchschnittenen Fasern, auch solche vor, die quer verlaufen und mehr oder weniger genau längs geschnitten sind; besonders aber finden sich im Ganglion selbst viel feinere Fasern, als auf dem Niveau der Kommissur oder auch noch auf dem des einfachen Nerven, der ja in unmittelbarer Nähe der Kommissurstellen entspringt. Allerdings ist der Unterschied zwischen Kommissur und Ganglion beim Regenwurm lange nicht so groß, wie bei Palaemon, was z. B. in Fig. 1 und 29 meiner Neapler Arbeit sichtbar ist. Übrigens ist Palaemon nach meiner Ansicht ein Objekt, das sich Jeder ansehen sollte, ehe er sich über die Nervenhistologie der wirbellosen Thiere ein Urtheil bildet; desshalb, weil, wie ich glaube, zwar eine grundsätzliche Übereinstimmung vorliegt, die Strukturelemente bei jenem Thier aber unvergleichlich viel größer und desshalb deutlicher sind. Man vergleiche besonders meine Fig. 13 dieser Schrift mit Fig. 1 der Neapler Arbeit. Übrigens habe ich mir im Wesentlichen die hier ausgesprochenen Ansichten — mit Ausnahme derjenigen, die sich auf die Frage nach dem Vorhandensein von Nervenmark beziehen — schon bei meiner ersten Arbeit über das Nervensystem des Regenwurms gebildet; allein damals wagte ich nicht, meine Ansichten darüber zu veröffentlichen.

Außerdem bemerke ich ausdrücklich, dass ich meine beiden früheren nervenhistologischen Arbeiten als bekannt voraussetze, da ich mich sonst allzusehr hätte wiederholen müssen; ich vertrete auch heute noch dieselben Ansichten, natürlich mit Ausnahme des in der ersten Arbeit begangenen und erst in der zweiten berichtigten Irrthums betreffs der nervenmarkartigen Natur der Scheide der Leydig'schen Fasern. Die Frage, ob aber die Scheide ausschließlich aus Nervenmark besteht, oder ob außer dieser Substanz noch eine Art Gerüstwerk vorliegt, habe ich offen gelassen und kann auch heute darüber nichts Sicheres mittheilen; im Ganzen aber neige ich doch entschieden mehr zu der Ansicht, dass solche Stützelemente vorhanden seien, d. h. dass die Scheiden aus einem im Ganzen koncentrisch angeordneten Wabenwerk beständen, in welchem das Nervenmark enthalten sei, vielleicht in der Weise, dass es die einzelnen Lagen der Stützsubstanz zu einer kompakten Masse verklebte. Diese Ansicht würde dann auch für die nicht kolossalen, gewöhnlichen Nervenröhren gelten.

Eine derjenigen Fragen, die ich für besonders schwierig halte, und auf die ich die Aufmerksamkeit der Beobachter hinlenken möchte, ist folgende. In vielen Fällen ist ein röhriger Bau der Nervenfasern augenscheinlich; in anderen enthüllt er sich bei einigem Zusehen; in noch anderen Fällen kann man lange im Zweifel sein, ob man es noch mit Röhren zu thun hat; denn natürlich wird das Bild der Röhren um so undeutlicher, je feiner die Röhren sind, je dünner ihre Wand und je mehr die im Inneren vorhandenen, geschrumpften Massen das Bild verwirren. Dass z. B. im Bauchmark des Regenwurms außer den Leydig-schen Fasern noch andere Röhren vorkommen, das wird zwar Niemand in Abrede stellen, der sich jemals gut erhaltene Präparate genauer angesehen hat; dass aber ein so offenbar vorwiegend röhriger Bau nachzuweisen ist, — (immer in den Kommissuren!) —, wie ihn meine Fig. 10—11, 13—15 zeigen (von denen ich schon desswegen nicht annehmen kann, dass sie ein »Kunstprodukt« darstellen, weil sie im Großen und Ganzen mit den nach anderen Methoden gewonnenen Präparaten übereinstimmen, und weil auch nicht recht abzusehen ist, auf welche Art und Weise künstliche Röhren zu Stande kommen sollten), das wird vielleicht Manche überraschen. Man braucht sich in der That nur die schwarzen Ringe etwas dicker zu denken, eben so den durchschnittlichen Röhrendurchmesser ein wenig bedeutender, um ein Aussehen zu erhalten, das mit demjenigen eines Querschnittes eines beliebigen markhaltigen Wirbelthiernerven große Ähnlichkeit haben würde.

Wenn sich so also oftmals bei genauerem Zusehen ein röhriger Bau auch da nachweisen lässt, wo die oberflächlichere Betrachtung nur ein anscheinendes Geflecht von »Fibrillen« zeigt, so liegt offenbar die Vermuthung nahe, dass sich auch noch in manchen anderen Fällen ein solches Fibrillengeflecht schließlich als Durchschnittsbild von Röhren herausstellen könnte. Trotzdem glaube ich, dass es beim Regenwurm auch im Bauchmark Stellen giebt, die keinen röhrigen Bau zeigen, und dass namentlich das Oberschlundganglion vorwiegend nicht aus Röhren bestehe, sondern, wie erwähnt, aus einem wirklichen und nicht nur scheinbaren Fibrillengeflechte.

Viele werden sich vielleicht schon gewundert haben, dass ich bisher nichts über eine Anwendung der beiden jetzt beliebtesten Methoden, der sogenannten Golgi'schen, die bekanntlich in der Erzeugung von Niederschlägen in den Geweben besteht, und der Ehrlich'schen Methylenblau-Methode berichtet habe. Der Grund ist einfach der, dass ich mit der EHRLICH'schen Methode keine guten Erfolge hatte, und dass ich gegen die GOLGI'sche Methode einiges Misstrauen hege. Was zunächst die EHRLICH'sche Methode anbelangt, so hat z. B. BIEDERMANN damit schöne Resultate bei Wirbellosen erhalten, hat dagegen am Regenwurm gleichfalls vergebliche Versuche gemacht. CERFONTAINE berichtet hingegen in seiner schon erwähnten Arbeit von gelungenen Versuchen bei diesem Thiere und giebt dazu sehr vertrauenerweckend aussehende Abbildungen. Ich habe trotz verschiedener Versuche nur ein einziges Mal und auch jenes Mal nur einen theilweisen Erfolg gehabt; allein, was ich bei dieser Gelegenheit sah, spricht nur zu Gunsten dieser Methode: es hoben sich blaue Zeichnungen mit bewundernswerther Schärfe, allerdings nicht sehr intensiver Farbe, von einem viel helleren Grunde ab; Zeichnungen, die in ihrer Gestalt und ihrem Aussehen vollständig mit den mir bekannten Ganglienzellen und ihren Ausläufern übereinstimmten. Ich hege also in Bezug auf diese Methode nicht den allergeringsten Zweifel, dass sich unter günstigen Umständen wirklich Nervenzellen sowie Fasern blau färben, und dass hierdurch mindestens der große Vortheil gewonnen wird, dass dann der Verlauf der Fasern mit großer Leichtigkeit zu verfolgen ist. Ob die Methode hingegen wirklich eine Art Reaktion auf nervöse Substanz bildet, d. h. vorzugsweise gerade diese färbt, halte ich doch für fraglich und Vorsicht für geboten, damit nicht etwa Jemand v. LENHOSSÉK's Irrthum betreffs der GOLGI'schen Methode auf die EHRLICH'sche mit übertrage.

Ich hatte diesmal keine Veranlassung, weitere Versuche damit anzustellen, schon desshalb, weil, vielleicht in Folge irgend eines Versehens, die Färbung meist nicht gut gelang. Was sich übrigens bei dieser Methode zu färben scheint, das ist der plasmatische Inhalt der Nervenröhren, oder was dasselbe heißt, die Ganglienzellfortsätze; die Scheiden bleiben ungefärbt, was sich auch aus den Mittheilungen CERFONTAINE's betreffs der LEYDIG'schen Fasern ergiebt, ferner mit den allgemeinen Angaben übereinstimmt, und eben so auch mit dem, was mir BIEDERMANN auf meine Frage danach persönlich mittheilte.

Ich erwähne diese Dinge nur aus dem Grunde, weil häufig die EHRLICH'sche Methode und diejenige GOLGI's, als die allermodernsten Errungenschaften, zusammen genannt werden und weil ich gegen die letztere (im Gegensatze zur ersteren) von vorn herein ein Misstrauen hatte, welches in dem Augenblicke eher noch zunahm, als ich das erste einigermaßen »gelungene« Präparat von dem mir intimer bekannten Bauchstrange des Regenwurms sah. Auch ich sah die hübschen, wie mit Tinte gezeichneten, absolut scharfen, verzweigten Zeichnungen — aber ihre Gestalt war oft so absonderlich, dass sich in diesen Fällen entweder so ziemlich Alles, was man sonst sieht, oder aber das, was mit der »Golgi'schen Methode« sichtbar wurde, als Trugbild oder wenigstens als nicht nervös herausstellen musste. Das Erste, was mir beim Betrachten gewisser Stellen meines gelungenen Präparates einfiel, war der sogenannte Bleibaum. Eine Ähnlichkeit oder gar Übereinstimmung mit sonst bekannten Formen von Nervenfasern war ganz und gar nicht herauszufinden. Im Gegentheil: in einem Falle lagen die schön und fein verästelten schwarzen Zeichnungen absolut regellos und außer Zusammenhang mit den Nervenfasern, die sich bei der Härtung in $3^1/_2\,^0/_0$igem chroms. Kali mit etwas Osmiumsäure ganz leidlich erhalten hatten, und, trotz des Mangels an Farbe, deutlich sichtbar wurden, sobald eine enge Blendenöffnung angewandt wurde, während natürlich die schwarzen, Golgi'schen Zeichnungen um so reiner hervortraten, je größer die Blendenöffnung gewählt wurde. In anderen Fällen erhielt allerdings auch ich die Schwärzung zweifelloser Ganglienzellen und ihrer Fortsätze, in der aus Abbildungen genugsam bekannten erstaunlichen Schärfe.

Die Golgi'sche Methode besteht darin, dass in den Geweben durch auf einander folgende Behandlung mit chromsaurem Kali und Silbernitrat ein Niederschlag erzeugt wird. Niederschläge in den Geweben treten ja auch unter anderen Umständen gelegentlich ein, z. B. wenn man seewasserhaltige Thiere zu schnell in starken Alkohol bringt, ehe durch Wasser oder sehr schwach alkoholische Flüssigkeiten die in Alkohol unlöslichen Salze ausgewaschen wurden. Das sind freilich meist Krystalle, im eigentlichen Sinne des Wortes. Es giebt aber auch anorganische Formen, die den Golgi'schen Niederschlägen ziemlich ähnlich sind, z. B. der schon erwähnte »Bleibaum«. Man kann sich auch von dem Vorgange bei der Golgi'schen Methode bis zu einem gewissen Grade von Deutlichkeit ganz gut eine Vorstellung machen: erst dringt das doppeltchromsaure Kali ein, dann das Silbernitrat; wo beide in hinreichender Koncentration auf einander treffen und die bei Ausscheidungsvorgängen der Art eine große Rolle spielenden Molekularkräfte günstige Bedingungen schaffen, da kommt es zur Ausfällung des röthlichen, in etwas dickeren Schichten fast undurchsichtigen Niederschlages. Die hier offenbar in Betracht kommende Wirkungsweise der Molekularkräfte ist nun wohl überhaupt noch nicht hinreichend bekannt; davon abgesehen lassen sich aber mit einiger Wahrscheinlichkeit einzelne Verhältnisse anführen, von denen man annehmen kann, dass sie der Bildung solcher Niederschläge günstig seien. Erstens ist es offenbar eine nothwendige Bedingung, dass die Flüssigkeiten gut eindringen können; desswegen war von vorn herein zu erwarten, dass z. B. in den Leydig'schen Fasern wenig Aussicht dazu vorhanden sei. Zweitens ist es ein Erfordernis, dass die beiden Flüssigkeiten einigermaßen reichlich imbibirt werden; es werden also im Ganzen diejenigen Theile eine günstigere Stätte für die Bildung der Niederschläge abgeben, die sehr wasserreich, oder mit anderen Worten, sehr arm an Trockensubstanz sind. Aber auch an anderen Stellen, namentlich bei langer Einwirkung der betreffenden Flüssigkeiten, werden sich regellose Niederschläge bilden können, die dann voraussichtlich die Neigung haben werden, sich allmählich zu vergrößern; denn bei allen solchen oder ähnlichen Erscheinungen, bei denen sich feste Substanzen aus Flüssigkeiten ausscheiden, kann es als Regel gelten, dass die sich neu ausscheidenden Theilchen die Neigung haben, sich an bereits vorhandene Theilchen desselben Stoffes anzusetzen, was bei eigentlicher Krystallbildung am sichersten als allgemeine Regel angesehen werden kann, aber auch z. B. bei der Ausscheidung des sogenannten »Bleibaums« der Fall sein muss. Damit ist nun freilich noch nicht gesagt, dass nicht mitunter gerade auch die Nervenfasern solche Stellen seien, die für die Bildung der fraglichen Niederschläge besonders geeignet sind; ich habe immer die Ansicht gehabt, dass die Substanz der Nervenfasern besonders wasserreich sei, habe das auch mehrfach ausgesprochen und stehe mit dieser Ansicht auch nicht allein da. Wo nun nicht etwa eine Markscheide das Eindringen der Flüssigkeiten erschwert, da wäre dann allerdings unter Umständen der Zug einer Nervenfaser oder eines Ganglienzellfortsatzes eine besonders geeignete Stelle, d. h. eine solche, an der die betreffenden Niederschläge besonders leicht eintreten werden. Ich zweifle desshalb nicht im geringsten daran, habe mich auch selbst durch den Augenschein, am Bauchmark des Regenwurms, davon überzeugt, dass viele von den mit der Golgi'schen Methode gesehenen Figuren wirklich Nervenfasern entsprechen. Aber ich würde es für einen großen Leichtsinn halten, alles Das, was sich bei dieser Methode geschwärzt hat und die Form dünner Fäserchen hat, schon desshalb einfach für »Nerven« ausgeben zu wollen.

Um übrigens ein besseres Urtheil über die Wirkungsweise der Golgi'schen Methode zu gewinnen, probirte ich sie an Stückchen von geronnenem Eiweiß[1]. Ich spritzte aus einer Pipette flüssiges Hühnereiweiß in siedendes Wasser und erhielt so mannigfache Formen von geronnenem Eiweiß, von denen sich schließlich die festeren als die geeigneteren herausstellten; dann habe ich auch einfach von dem Weißen eines ganz hart gekochten Eies dünne Scheibchen nach jener Methode behandelt und dabei Resultate erhalten, die Manche interessiren dürften. Auf Schnitten, die ich der Zeitersparnis wegen meist einfach mit dem Messer, ohne Einbettung, machte, fand sich, dass sich die Niederschläge vorwiegend in folgender Weise angeordnet hatten. Das ganze Stück war von solchen durchsetzt, vorzugsweise hatten sie sich aber nahe der Oberfläche gebildet; sie hatten meist eine längliche Gestalt, deren längerer Durchmesser fast immer auf der Oberfläche des Stücks senkrecht stand, entsprechend der Richtung der Diffusionsströme, wie ich glaube. Sie waren ganz scharf begrenzt, standen oft ziemlich dicht gedrängt und erwiesen sich in den meisten Fällen als dünne Blättchen von fast schwarzer, bei starkem Licht aber röthlich durchscheinender Farbe. Das Wichtigste besteht aber in dem Umstande, dass sich die meisten dieser Formen von der Oberfläche an, nach dem Inneren des Stückes zu nicht nur verbreiterten, sondern auch verästelten und oft Netze bildeten. Freilich waren die Verästelungen nicht sehr lang und ziemlich breit, wennschon oft recht zahlreich. Im Einzelnen herrschte die größte Mannigfaltigkeit. Aus diesem Versuche geht zunächst hervor, dass bei der Golgi'schen Methode mitunter scharf begrenzte Formen von mannigfacher Gestalt und auch verästeltem Bau auch da auftreten können, wo von präformirten Strukturen schwerlich die Rede sein kann; man wird also gut thun, in dieser Beziehung die größte Vorsicht anzuwenden; dass von einer Art »Reaktion« auf nervöse Substanz gar keine Rede sein kann, das geht ja freilich schon aus den Litteraturangaben ganz sicher hervor, so dass es schwer begreiflich ist, wie v. Lenhossék anscheinend dieser Idee anhängt, da er ja aus der Nichtschwärzbarkeit der Leydig'schen Fasern auf deren nichtnervöse Natur schließen zu können glaubte.

---

[1] Kürzlich erzählte mir ein Freund, dass er sich zu erinnern glaube, dass ähnliche Versuche bereits von Anderen angestellt seien.

Überhaupt kann die Schwärzung bei der Golgi'schen Methode wohl kaum als irgend eine »Reaktion« aufgefasst werden, außer derjenigen des Silbernitrats auf das Kaliumbichromat. Das Wesentliche an der Methode ist dabei auch wahrscheinlich weder das eine Reagens noch das andere, sondern die Erzeugung von Niederschlägen in den Geweben überhaupt. Ich vermuthe, dass andere Paare von Flüssigkeiten, die bei ihrer Mischung einen Niederschlag erzeugen, ganz ähnliche Bilder liefern werden, wenn sie nur folgende Bedingungen erfüllen: 1) Keine der beiden Flüssigkeiten darf die Gewebe zerstören. 2) Es ist gut, wenn eine der beiden Flüssigkeiten, besonders die zuerst anzuwendende, die Gewebe vielmehr konservirt, besonders durch Koagulation der Eiweißsubstanzen. 3) Die durch Mischung der beiden Flüssigkeiten erzeugten Niederschläge müssen möglichst unlöslich in Wasser, Alkohol, und den bei dem Einbettungsverfahren angewandten Kohlenwasserstoffen sein. Ich selbst habe bisher Versuche mit Sublimat und Silbernitrat gemacht, die ich durch Schwefelammonium zur Ausfällung in Form von Sulfiden brachte; allein ich erhielt damit allerdings keine Resultate, weil das Schwefelammonium, selbst noch in starker Verdünnung und sogar noch bei Gegenwart von starkem Alkohol, die Gewebe außerordentlich stark angreift, und weil ferner die entstehenden Niederschläge das ganze Gewebe mit diffus bräunlicher Farbe durchdrangen, wahrscheinlich, weil sie entweder nicht hinreichend schwer löslich waren, oder weil sie mit den Geweben selbst chemische Verbindungen einzugehen im Stande sind. Ich glaube aber bestimmt, dass es möglich sein wird, eine Anzahl von Flüssigkeitspaaren so zu kombiniren, dass sie und die aus ihnen erhaltenen Niederschläge den erwähnten Bedingungen entsprechen und dann voraussichtlich ganz ähnliche Resultate wie die Golgi'sche Methode liefern werden. — Man bedenke übrigens auch, dass unter allen bisher angewandten Methoden es allein die Golgi'sche ist, die darin besteht, in den Geweben Niederschläge zu erzeugen, deren Substanz aller Wahrscheinlichkeit nach lediglich aus denjenigen Stoffen besteht, die in den angewandten Reagentien selbst enthalten waren. Gewisse andere Methoden bestehen nämlich zwar gleichfalls in der Erzeugung von Niederschlägen; z. B. die einfache Behandlung mit Silbernitrat; aber in diesem Falle bilden sich die Niederschläge durch das Zusammentreffen des Reagens mit den Geweben, während sie bei der Golgi'schen Methode durch das Zusammentreffen des ersten Reagens mit dem zweiten entstehen. Desswegen sagte ich, dass von einer »Reaktion«, die das thierische Gewebe beträfe, eigentlich überhaupt, d. h. auch abgesehen von der auch im Übrigen unhaltbaren Idee einer »Reaktion auf nervöse Substanz«, keine Rede sein könne; es ist eine Reaktion des Silbernitrats auf das Kaliumbichromat, bei der die Struktur des thierischen Gewebes nur in so fern in Betracht kommt, als sich für das Zusammentreffen der beiden Flüssigkeiten und die Bildung der Niederschläge nicht überall gleich günstige Bedingungen vorfinden. Wenn ich eine Vermuthung aussprechen wollte, so würde ich eher glauben, dass es sich gleichsam um eine Reaktion auf die Stellen des geringsten Widerstandes, nämlich gegen die Bildung fester Niederschläge überhaupt handle. Dass, wie ich nicht im geringsten zweifle, ja aus eigener Anschauung weiß, sich sehr oft gerade die marklosen oder fast marklosen Fortsätze von Ganglienzellen und letztere selbst als solche Stellen erweisen, das ist mir, wie gesagt, in so fern sehr interessant, als dies mit der Vermuthung zusammenstimmen würde, dass sich die »nervöse Substanz« durch einen sehr geringen Procentsatz von Trockensubstanz und im Zusammenhange damit durch eine Konsistenz auszeichne, die wahrscheinlich dem flüssigen Zustande ziemlich nahe kommt.

Über den Werth oder Unwerth der Golgi'schen Methode ist damit nichts gesagt; ich vermuthe, dass sie mit gehöriger Vorsicht und Kritik angewandt sehr nützlich sein kann, z. B. durch die Möglichkeit, irgend welche Kontinuitäten, etwa die von Nervenfaserzügen, sichtbar zu machen; ohne hinreichende Kritik indess kann sie sicher, wie namentlich das Beispiel v. Lenhossék's zeigt, Irrthümer erzeugen.

Es wird manchen Lesern willkommen sein, wenn ich meine Ansicht über die Struktur der faserigen Bestandtheile des Bauchmarks, nochmals kurz und präcis zusammenfasse. Das Bauchmark des Regenwurms besteht nach meiner Anschauung, die ich durch die Betrachtung des frischen Objekts sowohl als auch durch Beobachtung einer sehr großen Anzahl von Präparaten gewonnen habe, die nach verschiedenen Methoden hergestellt wurden, in der Hauptsache aus einem Bündel zahlreicher Röhren von verschiedenem, im Vergleich zu den mir bekannten Polychäten verhältnismäßig dickem, im Vergleich zu Palaemon jedoch sehr dünnem Kaliber. Bei diesen Röhren muss man natürlich, wie bei allen Röhren, die Wand vom Inhalt unterscheiden. Die Wand der Nervenröhren besteht wahrscheinlich aus einer Stützsubstanz, welche eine Spur von Nervenmark enthält. Letzteres ist in Alkohol löslich, wenn es nicht vorher mit Osmiumsäure behandelt wurde. Chromsaures Kali in etwa $3^1/_2{}^0/_0$iger Lösung macht es auch einigermaßen gegen Alkoholeinwirkung widerstandsfähig, jedoch bleibt es dann ungefärbt, während es durch Osmiumsäure bei längerer Einwirkung gebräunt, bei nachträglicher Behandlung mit Holzessig tiefschwarz wird und dann besonders deutlich ist. Unter Umständen, die mir nicht genau bekannt sind, die ich aber in einer zu kurzen Behandlung mit Osmiumsäure vermuthe, vielleicht in Verbindung mit einer zu schnellen Übertragung in starken Alkohol, blättert die Scheide koncentrisch aus einander, was beim Regenwurm freilich wegen der geringen Größe der ganzen Gebilde nur an den kolossalen Leydig'schen Fasern sichtbar ist (Fig. 15).

Wenn der Bauchstrang jedoch ohne vorhergehende ausgiebige Härtung mit Osmiumsäure oder auch nöthigenfalls chromsaurem Kali (mehrere Tage!) mit Alkohol und Kohlenwasserstoffen behandelt wird, wie dies für die verschiedenen Einbettungs- und Schnittverfahren nothwendig ist, so ist von den Röhrenwandungen nur ein lockeres, faseriges, zartes Maschenwerk übrig geblieben, was nur dann gut sichtbar ist, wenn der Röhreninhalt, was leicht eintritt, sehr stark geschrumpft ist; man sieht in diesem Falle ein blasses Netz äußerst feiner

Fäserchen, welches, wie ich bestimmt glaube, irrthümlicherweise von Vielen für ein »centrales Nervennetz« gehalten wird (Fig. 16). Ist jedoch der Röhreninhalt wenig oder gar nicht geschrumpft, was durch Einwirkung alkoholhaltiger Sublimatlösungen (Fig. 12, 17) und sehr sorgsame Behandlung erreicht werden kann, so sieht das System der Röhrenwandungen noch viel unscheinbarer aus, desshalb, weil seine Hauptmasse durch den Alkohol gelöst wurde, und das übrig bleibende Maschenwerk sich gerade wegen der kompakten Beschaffenheit des Röhreninnern nicht ausbreiten konnte. Das Innere der Röhren, welches sich in vielen Fällen unzweifelhaft als Ganglienzellausläufer herausstellt, es auch in den übrigen sein dürfte[1] und desshalb als der Träger der nervösen Funktion anzusehen ist, ist eine plasmatische Masse, die ich mir ihrem ganzen Verhalten nach als sehr wasserreich vorstelle. Ich komme auf diesen Punkt nochmals zurück. Osmiumsäure bräunt diesen Inhalt viel weniger als die Röhrenwand; sie scheint ihn auch nicht ordentlich zu härten, wenn das nicht vielleicht daran liegen sollte, dass dieses Reagens nicht ins Innere eindringen kann, weil es von der Röhrenwand zurückgehalten oder gebunden wird. Auf Schnitten sieht man meist nur verschieden geformte, leicht gebräunte Gerinnsel, die das Bild noch mehr verwirren; bei Anwendung der nachträglichen Reduktion mit Holzessig wird die Sache deutlicher, indem dann die Gerinnsel das äußerst scharf hervortretende Bild des Systems der Röhrenwandungen weniger stören. Bei bloßer Alkoholhärtung schrumpft das Röhreninnere äußerst stark; er tritt dann gleichfalls gegen das System der Röhrenwandungen in den Hintergrund, die aber in diesem Falle ihr kompaktes Ansehen verloren haben, und zu einem Gewirr von Maschen und Fäserchen geworden sind (Fig. 16). Sublimat jedoch bringt das Innere zur Gerinnung, anscheinend ohne Schrumpfung, man thut jedoch gut, diesem Reagens das Eindringen in die Röhren zu erleichtern, indem man es in alkoholhaltiger Lösung anwendet, da diese dann die Röhrenwand theilweise löst (Fig. 12, 17). Auf Querschnitten treten dann namentlich die dickeren Nervenröhren ziemlich deutlich als kleine helle Kreise hervor, obwohl Röhreninneres wie Röhrenwand ungefärbt ist; nur muss man natürlich eine kleine Blende anwenden, da sich Röhreninneres und Wand betreffs der Farbe nur wenig unterscheiden.

Ich vermeide es absichtlich, meine Ansichten mit jener Bestimmtheit vorzutragen, wie das von Vielen geschieht, weil ich glaube, dass es sich um sehr schwierige Fragen handle. Ich glaube desswegen aber nicht, dass meine Ansicht weniger gut begründet sei, als die Anderer.

---

[1] Rohde's Entdeckungen bei Hirudineen zeigen, dass es auch eine andere Ursprungsart der Nervenröhren giebt.

Der Hauptfehler, den sehr Viele begehen, besteht nach meiner Meinung in Folgendem: sie probiren irgend eine Methode aus, die besonders scharfe und deutliche Bilder liefert; so weit ist Alles in Ordnung, der Fehler beginnt aber dann, wenn sie beim Betrachten jener schönen mikroskopischen Ansichten allmählich nicht mehr daran denken, dass Alles, was sie sehen, das Produkt nicht eines Faktors, des ursprünglichen Baues der Gewebe, sondern vielmehr zweier, nämlich der präformirten Struktur auf der einen und der Wirkung der angewandten Chemikalien auf der anderen Seite ist. Es ist unbedingt erforderlich, die Resultate verschiedener Methoden zu kombiniren und von den Methoden denjenigen den Vorzug zu geben, bei denen man wenigstens eine Ahnung davon hat, welche Änderungen sie hervorrufen.

Das ist nämlich bisher leider noch der beste Fall, da eine eingehendere Kenntnis darüber meist ganz fehlt und wohl auch erst sehr allmählich erlangt werden kann. Mir schwebt dabei als Beispiel vor, dass wir einigermaßen bestimmt wissen, dass Osmiumsäure das Nervenmark schwärzt, dass Sublimat plasmatische Substanzen koagulirt, dass Alkohol Nervenmark löst und Ähnliches mehr. Ich brauche mich übrigens wohl kaum ausdrücklich dagegen zu verwahren, dass ich ein Gegner der modernen histologischen Technik wäre; ganz im Gegentheil erkenne ich es als fast selbstverständlich an, dass wir bei bloßer Betrachtung des frischen Objekts nur einen kleinen Bruchtheil dessen wissen würden, was wir, auch abzüglich aller Irrthümer, in histologischen Fragen wirklich wissen. Aber ich glaube, dass die modernen Methoden ein sehr zweischneidiges Schwert sind, mit dem derjenige, der sie mit unzureichender Kritik, oder gar positiver Gedankenlosigkeit anwendet, wirklich mehr Verwirrung und Irrthümer stiftet, als Richtiges zu Tage fördert. Wenige Beispiele sind hierfür gerade so lehrreich, wie die Frage der Leydig'schen Fasern; lange nachdem der umsichtige und gewissenhafte Beobachter Leydig sie ganz richtig gedeutet hatte, gelangte man mit aller Technik dazu, aus markhaltigen Nervenfasern — Stützorgane zu machen; und nachdem mit mancher Mühe die alte Wahrheit wieder an den Tag gezogen war, da kam eine neue Methode auf, deren unkritische Anwendung, im Verein mit mangelnder Sorgfalt, sie abermals zu verschütten droht.

Im Ganzen habe ich seit meiner ersten Veröffentlichung vor 6 Jahren meine Ansichten nur unwesentlich geändert; wenn man überall da, wo ich die Wand der Nervenröhren oder, was dasselbe ist, das auf Querschnitten sichtbare Netzwerk, als »Bindegewebe« bezeichnete, dafür etwa den Ausdruck setzte: »mehr oder minder nervenmarkhaltige Stützsubstanz«, so hat man meine gegenwärtige Ansicht, die ich bereits in meiner Neapler Veröffentlichung, aber nur in Bezug auf die kolossalen Leydig'schen Fasern und ähnliche Bildungen vertrat, während ich sie jetzt, wenn auch nicht mit demselben Grade von Sicherheit, auf die gewöhnlichen, kleineren Fasern ausdehne. Ich will jetzt noch auf den vorher berührten Punkt, betreffs des muthmaßlichen Aggregatzustandes des Röhreninneren, das wir nach dem Voraufgehenden einfach »Achsencylinder« nennen können, wenn wir die Bezeichnungsweise der Wirbelthierhistologie annehmen wollen, mit einigen Worten zurückkommen. Meine Ansicht hierüber gilt übrigens auch von dem Achsencylinder markhaltiger Wirbelthiernervenfasern.

Es ist ja äußerst schwierig, sich über den Aggregatzustand des Inneren mikroskopisch kleiner Röhren eine bestimmte Rechenschaft zu geben. Nach dem ganzen Verhalten dieser Substanz aber, namentlich der außerordentlich starken Schrumpfbarkeit muss ich glauben, dass ihre Festigkeit diejenige der festeren Theile von rohem Hühnereiweiß schwerlich übersteige. In der That, wenn ich mir vorstellte, dass jene Röhren mit wirklichem Hühnereiweiß gefüllt wären, so glaube ich, dass dann die Verschiedenartigkeit des Aussehens der Bilder je nach Anwendung der verschiedenen Methoden ziemlich die gleiche sein würde. Ich bin aber ferner der Überzeugung, dass diese Ansicht, mit der ich ja freilich wenigstens nicht ganz allein dastehe, in Anbetracht offenkundiger Thatsachen viel verbreiteter sein würde, wenn nicht bei sehr Vielen eine gewisse Abneigung dagegen zu bestehen schiene, sich diejenige Substanz, die der Träger der Reizleitung ist, als weiche Plasmamasse vorzustellen. Hierbei muss ich unwillkürlich eines Ausspruches des Physiologen Preyer gedenken, den ich, wenn ich mich recht erinnere, in einer seiner Vorlesungen hörte: dass man nämlich in der Regel im Protoplasma nach Nerven gesucht habe, während es richtiger sei, vielmehr — in den Nerven nach dem Protoplasma zu suchen. Ich halte diesen Gedanken für ganz richtig. Wo wir nämlich das Leben in seinen verhältnismäßig einfachsten Formen vor uns haben, in den Protisten und besonders in den nackten Amöben, da ist es fast augenscheinlich, dass der Träger der Lebensfunktionen, speciell also auch der Reizleitung, nahezu flüssig sei.

Eine zweite, meist nicht geradezu ausgesprochene, aber trotzdem sehr verbreitete Vorstellung hat ferner dazu beigetragen, wie ich glaube, jene Frage zu verdunkeln. Fast unwillkürlich sind Viele dazu gelangt, das Nervensystem mit einem Telegraphennetz mit Centralapparaten, Endapparaten und, wenn ich mich roh ausdrücken darf, verbindenden Drähten, zu vergleichen. Die Vermittler der Leitung sollten demnach, analog unseren Telegraphendrähten, solide Fibrillen sein: man suchte »nach den Nerven im Protoplasma«, anstatt nach »dem Plasma in den Nerven« zu suchen. Nun, ich glaube, dass wir im Achsencylinder, sowohl demjenigen der Wirbelthiere, als auch in demjenigen des Regenwurms beispielsweise, d. h. also in dem »Röhreninneren«, das Plasma, das fast flüssige Plasma, und in ihm den Träger der Reizleitung vor uns haben. Wenn ich übrigens immer von einer »fast flüssigen« Masse spreche, so schließt das nicht im geringsten eine feinere Struktur aus. Sobald aber nun von einer feineren Struktur des Achsencylinders die Rede ist, denken die Meisten gleich wieder an die bekannten, von Vielen für sicher nachgewiesene Bestandtheile gehaltenen »Achsenfibrillen«. Ich habe die schönsten Fibrillen, besonders mit Säure-Fuchsinfärbung bei Wirbelthiernerven gesehen, mich aber von deren Präexistenz nicht überzeugen können, was ich schon früher gelegentlich erwähnte. Die ganze Fibrillenangelegenheit steht aber großentheils unter dem Einflusse voreilig als sicher angenommener physiologischer Vorstellungen, speciell jenem unglücklichen Vergleich mit dem System eines Telegraphennetzes. Freilich ist zuzugeben, dass bis zu einem gewissen Grade eine isolirte Reizleitung fast zwingend — so wenig Bestimmtes man auch über die ganze Angelegenheit, besonders über das Wesen des Nervenprincips weiß — isolirte, langgestreckte histologische Elemente erfordert. Aber man sehe zu, ob man mit der doch wirklich schon ziemlich großen Zahl der Nervenfasern, oder der in ihnen enthaltenen Achsencylinder nicht auskomme. Muss denn nun jede Nervenfaser noch eine Unmasse von Fibrillen enthalten? Und wenn das wirklich der Fall wäre, warum sollte man dann gerade bei den Achsenfibrillen stehen bleiben? Warum sollte nicht etwa wieder jede der Achsenfibrillen aus vielleicht jenseits der Grenze des mikroskopischen Sehens liegenden »Fibrillen zweiter Ordnung« bestehen, diese wieder aus »Fibrillen dritter Ordnung« und so fort ad infinitum? Irgend wo muss doch die Grenze gezogen werden, und ich glaube, dass die bisher auf wirklich solider Basis erreichte, für unsere physiologischen Vorstellungen übrigens wohl auch ganz ausreichende Grenze die einzelne Nervenfaser oder, wenn man so will, ihr wahrscheinlich fast flüssiger Inhalt, der Achsencylinder sei. Auch ich glaube nun nicht etwa an eine Strukturlosigkeit des Plasmas und halte die in dieser Richtung vorschreitende Forschung für sehr wichtig und z. B. die namentlich von Bütschli ausgeführten Versuche mit mikroskopischen Schäumen für eine sehr interessante und möglicherweise außerordentlich wichtige Sache; aber das Suchen nach »Fibrillen« für etwas sehr Fragliches, um so mehr, als, wer da recht eifrig sucht, nur allzu leicht künstliche Fibrillen findet. Übrigens sind aber gerade die Nervenfasern zur Ergründung der Plasmastrukturen aller Wahrscheinlichkeit nach keine sehr vortheilhaften Versuchs- oder Beobachtungsgegenstände, namentlich wegen der Scheide.

Die Untersuchungen, so weit ich nicht alte Präparate benutzte, stellte ich in dem zoologischen Institute der Berliner Universität an, dessen Benutzung mir Herr Geheimrath Prof. Dr. Franz Eilhard Schulze freundlichst erlaubte; ich spreche ihm auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus.

Erst nachdem ich diese Ausführungen geschrieben hatte, las ich die neuesten neurohistologischen Untersuchungen von Rohde[1]. Obwohl ich gerade die von ihm studirten Objekte — Hirudineen — nicht aus eigener Anschauung genauer kenne, so habe ich dennoch den bestimmten Eindruck gewonnen, dass die Rohde'schen Untersuchungen zu den wirklich kritischen und sorgfältigen Arbeiten über unseren Gegenstand gehören, und sehr wichtig sind, besonders wenn sich, wie ich zwar bisher aus eigener Anschauung nicht weiß, aber aus manchen Gründen bestimmt glaube, die Angaben bestätigen, wie sich die dickeren Nervenröhren aus der von Rohde sogenannten »Centralsubstanz« konstruiren. In letzterer sowohl, wie überhaupt, hält er Dasjenige, was an gefärbten Querschnitten das Auffallendere ist, wegen stärkerer Färbung und fibrillären Aussehens, gerade für das nicht Nervöse; der eigentliche Träger der nervösen Funktion ist nach Rohde das viel weniger auffallende »Hyaloplasma«. Diese Auffassung, die meines Wissens, wie auch Rohde nicht zu erwähnen unterlässt, auf Leydig zurückzuführen ist, steht, wie der Leser leicht verstehen wird, in vollständiger Übereinstimmung mit meinen Resultaten. Bei der fast völligen Unabhängigkeit zwischen den Schriften Rohde's und meinen, glaube ich, dass diese Übereinstimmung ein gewichtiges Zeugnis zu Gunsten der Richtigkeit wenigstens der hauptsächlichsten Resultate sei. Freilich ist im Übrigen der Inhalt der Rohdeschen Schriften und meiner recht verschieden; aber jene Verschiedenheiten sind wohl fast in keinem Falle Widersprüche, die einander ausschlössen, sondern Ergebnisse, die einander ergänzen, da ich auf viele wichtige Dinge, die Rohde anführt, nicht besonders geachtet habe, und weil Rohde andere Objekte studirte, als ich. Nach Lektüre der Rohde'schen Schrift scheint es mir selbst eine Inkonsequenz und wahrscheinlich ein Fehler auf meiner Seite zu sein, wenn ich das Gewirr feiner Fäserchen, wie es die Hauptmasse des Oberschlundganglions

---

[1] Zoologische Beiträge. Bd. III.

bildet und stellenweise in den Bauchmarksganglien vorkommt, für nervös hielt, während ich im Bauchstrang diejenigen Elemente, die sonst damit einige Ähnlichkeit haben, nämlich die Masse, welche die Scheiden der Nervenröhren bildet, als eine Stützsubstanz zu erkennen glaubte. Ich habe freilich wiederholt darauf hingewiesen, dass z. B. in den Ganglien die faserigen Elemente viel reichlicher, und die dickeren Nervenröhren viel spärlicher sind, als in den Kommissuren; aber ich habe niemals, wie das Rohde gethan hat, darauf geachtet, in welcher Weise diese dickeren Nervenröhren ihren Ursprung nehmen; ich hatte vermuthet, dass es ausschließlich Ausläufer von Ganglienzellen seien. Der wesentlichste Punkt, in dem Rohde und ich vollkommen übereinstimmen, besteht, wie schon angedeutet, darin, dass wir beide die bei künstlicher Färbung dunkleren, anscheinend festeren Elemente für eine Stützsubstanz halten, und den Träger der nervösen Funktion in dem viel weniger auffallenden, schwerer konservirbaren und schwerer färbbaren »Hyaloplasma«, oder wie ich mich ausdrückte, einer »fast flüssigen Masse« sehen. Ich glaube, dass sich diese ganze Leydig'sche Auffassung, immer mehr als die richtige herausstellen und von großer Bedeutung werden wird[1]. Für besonders wichtig halte ich aber den schon angeführten Befund Rohde's, dass sich nämlich die »Nervenröhren« in der »Centralsubstanz« sondern, in der Weise, dass die Rohde'schen »Centralfibrillen«, z. B. von einem bestimmten Abschnitte eines der segmentalen Nerven an, anders anordnen, als vorher, und durch einen ringförmigen Verlauf eine »Nervenröhre« abgrenzen. Diese Angabe schien mir aus folgenden Gründen von besonderer Wichtigkeit. Erstens, was die Sicherheit der Beobachtung betrifft, führt Rohde an, dass in den Hauptnerven, in einer gewissen Entfernung vom Ganglion, eine Anzahl von Nervenröhren auftrete, von denen sich vorher, d. h. unmittelbar beim Durchtritt des Nerven durch das Neurilemm (des Bauchstranges) keine Spur habe erkennen lassen. Zweitens ist es für mich fast unzweifelhaft, dass die dicken Nervenröhren der Blutegel im Wesentlichen mit denen der Ringelwürmer übereinstimmen, auch mit den unzweifelhaft markhaltigen, wie den Leydig'schen Fasern der Regenwürmer und anderer. Diese sind wiederum im Wesentlichen dieselbe Bildung, wie die markhaltigen Fasern der Wirbelthiere. Alle Unterschiede, die zwischen den angeführten Gebilden obwalten, scheinen mehr Unterschiede der absoluten und der relativen Größe und Dicke, als solche der wesentlichen Anordnung zu sein. Rohde hat bei den Blutegeln keine nervenmarkartige Substanz finden können; allein, da gerade mir das Vorkommen von Übergängen aller Art geläufig ist, so möchte ich darin kaum einen grundsätzlichen Unterschied sehen; von welcher Ausbildung des Marks ab sollte übrigens eine Faser für »markhaltig« gelten? Die Sache wird sich schließlich vielleicht so herausstellen, dass das Stützgewebe, oder um mit Rohde zu reden, die ringförmig angeordneten, die Scheide der Nervenröhre bildenden »Centralfäserchen«, in manchen Fällen mehr oder weniger von der fraglichen »myelinogenen« Substanz enthält und dann eben eine sogenannte »Markscheide« bildet. Der von Rohde angeführte Ursprung der Nervenröhren durch Sonderung aus der Centralsubstanz ist wahrscheinlich auch für die Leydig'schen Fasern zutreffend, nämlich in den Fällen, wo sie sich noch über den letzten Zusammenhang mit Ganglienzellen nach hinten hinaus nachweisen lassen. Dafür spricht namentlich der Umstand, dass es in diesen Fällen wirklich unmöglich ist, zu sagen, wo sie eigentlich aufhören; die in ihrem mittleren Verlaufe so außerordentlich auffallenden Gebilde werden immer unscheinbarer und undeutlicher, so dass eben die Vignal'sche Angabe, sie endeten mit einer feinen Spitze, ohne dass man genau sagen könne, wo, ganz richtig ist. Ich hatte zufälligerweise einen Ausnahmsfall zu sehen bekommen, als ich das in Fig. 1 photographirte Präparat erhielt, welches einer der Schnitte ist, welche der Fig. 7 in meiner ersten Arbeit zu Grunde gelegt wurde: Hier waren auf der Schnittserie die Leydig'schen Fasern überall in der gewohnten Weise sichtbar, bis zu jener Stelle, wo sie ventralwärts umbogen und sich zu den Ganglienzellen begaben, von denen eine auf der Photographie zu sehen ist; hinter dieser Stelle waren die seitlichen Leydig'schen Fasern auf jener Schnittserie verschwunden; auf anderen Schnittserien fand ich freilich keine solche Endigung in der Weise, dass ich sie als unmittelbare Ausläufer von Ganglienzellen hätte betrachten können; aber damals schob ich diese Abweichung darauf, dass mir nur der letzte Zusammenhang mit Ganglienzellen aus irgend einem Grunde entgangen sei; was ich aber jetzt nach Durchmusterung einer noch größeren Zahl von Schnittserien um so weniger glaube, als ja eben von Rohde jener verschiedene Ursprungsmodus von Nervenröhren wenigstens zunächst bei Blutegeln nachgewiesen ist.

---

[1] Was die Myelinfrage betrifft, so sei noch daran erinnert, dass das bloße Vorkommen von Myelin bei Wirbellosen gelegentlich von verschiedenen Beobachtern, z. B. Rawitz, erwähnt wird; doch hat man sich anscheinend nicht eingehender darum bekümmert. — Auf die Apathy'sche Auffassung der Nervenhistologie will ich hier nicht näher eingehen.

Berlin, Anfang August 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XL.

Sämmtliche Abbildungen wurden nach Photographien auf rein mechanischem Wege hergestellt; die Photographien mit dem großen Zeiss'schen Apparate und dessen apochromatischen Objektiven nach der Natur aufgenommen.

Fig. 1. Schnitt durch die letzten Segmente des Bauchstranges. Man sieht, wie die beiden seitlichen Leydig'schen Fasern nach unten umbiegen, wo eine besonders hell aussehende Ganglienzelle mit gleichfalls sehr hellem Fortsatze liegt; die Kontinuität der Leydig'schen Fasern mit diesem Ganglienzellfortsatze ist zwar auf dem Schnitt nicht in aller Strenge sichtbar, da nicht das Ganze in derselben Ebene liegt; doch macht die Gleichartigkeit des Aussehens des Zellfortsatzes und der in jener Richtung umbiegenden Leydig'schen Fasern unmittelbar den Eindruck, dass hier ein Zusammenhang vorhanden sei, wie auch die Vergleichung mit den benachbarten Schnitten erwies.

Fig. 2. Dasselbe, von einer anderen Schnittserie und etwas weiter nach vorn. Die beiden seitlichen Fasern geben symmetrische, nach unten ziehende Ästchen ab, die noch mit einer dünnen Myelinscheide bekleidet sind.

Fig. 3. Dasselbe, von einer anderen Schnittserie; die auf der Abbildung rechte Leydig'sche Faser giebt einen sehr deutlichen Seitenast ab.

Fig. 4. Nach unten ziehende Seitenästchen aller drei Fasern.

Fig. 5. Die linke Leydig'sche Faser giebt einen nach unten ziehenden Seitenast ab, dessen gabelige Theilung deutlich zu sehen ist.

Fig. 6 u. 7. Zwei auf einander folgende Schnitte. (Die linke Partie von Fig. 6 konnte nicht genau eingestellt werden, da der Schnitt etwas uneben war.) Rechts unten liegt eine sehr hell aussehende, bipolare Ganglienzelle, deren lateraler Fortsatz auf Fig. 6, deren medianer Fortsatz auf Fig. 7 zu sehen ist. Die beiden seitlichen Leydig'schen Fasern geben Seitenästchen ab, die sich beide gabelig theilen; durch Kombination der beiden Schnitte kann man verfolgen, dass der äußere Fortsatz der erwähnten Ganglienzelle in die rechts liegende Leydig'sche Faser eintritt.

Fig. 8. Die mittlere Leydig'sche Faser giebt einen Seitenast ab, der sich gabelig theilt.

Fig. 9. Die linke Leydig'sche Faser giebt einen auf eine lange Strecke sichtbaren Fortsatz ab, der schief nach unten zieht; rechts sieht man eine der zugehörigen, hellen Ganglienzellen, gleichfalls mit einem auf lange Strecken hin verfolgbaren Fortsatz. Alle bisher erwähnten Abbildungen sind von Schnitten gemacht, die aus Würmern hergestellt wurden, welche bloß mit Osmiumsäure behandelt waren.

Fig. 10. Schnitt durch eine Kommissurstelle des Bauchstranges; Osmiumsäure mit nachfolgender Reduktion durch Holzessig. Man sieht ein zierliches schwarzes Netzwerk, in dessen Maschenräumen hier und da gleichfalls dunkle Gerinnsel von mannigfacher Form liegen. Von den beiden seitlichen Fasersträngen ist der »mediane Nerv« durch schwarze Septen deutlich getrennt.

Fig. 11. Wie der vorige, aber etwas nach dem einfachen Nerven zu; unten in der Medianlinie sieht man eine der stark geschwärzten medianen Zellen.

Fig. 12. Dasselbe, aber nach Behandlung mit Sublimatalkohol. Die Räume des Maschenwerkes sind mit einer kompakten Masse gefüllt, die hier und da dunklere Mittelpunkte erkennen lässt. Die Abgrenzung des medianen Nerven ist deutlich sichtbar. Die Scheide der Leydig'schen Fasern ist bis auf ein feines Wabenwerk aufgelöst. Vgl. Fig. 1 etc. auf Taf. IX in Bd. XLVII (1888) dieser Zeitschr.

Fig. 13. Ähnlicher Schnitt wie Fig. 10, aber stärker vergrößert; man sieht die Abgrenzung des medianen Nerven. Das schwarze Netzwerk, der Ausdruck der Wandungen der quer geschnittenen Nervenfasern, ist besonders deutlich, auch die hier und da in den Röhrenquerschnitten liegenden Gerinnsel.

Fig. 14. Längsschnitt durch ein eben so behandeltes Stück; die Röhrenwandungen treten durch schwarze Linien hervor, bei denen man wegen ihres welligen Verlaufs erkennen kann, dass immer je zwei parallel verlaufen, also wirklich der Ausdruck der hier längs geschnittenen Röhren, und nicht etwa Fibrillen sind.

Fig. 15. Schnitt durch den vordersten Theil des Bauchstranges. Bloße Osmiumsäurebehandlung. Die Maschen des auch hier fast überall sehr deutlichen Netzwerks, des Ausdrucks der Querschnitte der Röhrenwandungen, sowie die hier und da darin liegenden Gerinnsel des Achsencylinders, sind im Präparate gelblich; nur die Scheiden der Leydig'schen Fasern sind in Wahrheit schwarz. Sie sind wahrscheinlich in Folge einer nicht hinreichenden Einwirkung der Osmiumsäure, wie das öfters vorkommt, in mehrere Schichten aufgeblättert, was man sehr deutlich an der mittleren Faser sieht, eben so wie den ventralwärts ziehenden Seitenast.

Fig. 16. Querschnitt nach bloßer Alkoholbehandlung und heller Karminfärbung. Das Maschenwerk ist leidlich deutlich, aber viel zarter als bei Osmiumhärtung. Das Innere der Maschenräume ist meistentheils ganz leer, weil die Achsencylinder auf einen winzigen Bruchtheil ihres wahren Durchmessers, der sonst das ganze Innere der Scheide ausfüllt, zusammengeschrumpft sind.

Fig. 17. Ein ähnlicher Schnitt, aber mit sublimathaltigem verdünnten Alkohol gehärtet; da in diesem Falle die Achsencylinder weniger stark schrumpfen, erfüllen sie die Räume des Maschenwerks so ziemlich, wodurch das Bild des Maschenwerks weniger auffallend wird. Fig. 12, 16 und Fig. 17 zeigen manche der Details, die ich in meiner ersten Arbeit beschrieben und auf Taf. IX des XLVII. Bandes dieser Zeitschrift (1888) abgebildet habe, namentlich in Fig. 1 und 4.

Fig. 18. Wahrscheinlich abnorme Bildung; fünf Leydig'sche Fasern anstatt der gewöhnlichen drei.

Fig. 19. Dessgleichen, unter der mittleren Leydig'schen Faser eine überzählige vierte von kleinerem Durchmesser. Die rechte Faser giebt einen Seitenast ab.

Fig. 20. Die rechte Leydig'sche Faser giebt einen Seitenast von ungewöhnlichem Durchmesser ab, der sich gabelförmig in zwei Seitenäste theilt.

Die den meisten Photographien beigegebenen Pausen einiger Kontouren sind in aller Eile angefertigt worden, machen auf Genauigkeit keinerlei Anspruch und dienen nur zur Erleichterung der Übersicht. — Obwohl die Lichtdrucke sehr gut ausgefallen sind, ist doch in manchen Fällen ein direkter Abzug auf Kopierpapier noch deutlicher; ich bin gern bereit, auf briefliche Bestellung hin, solche Photographien Denjenigen zuzusenden, welche sie zu sehen wünschen[1]. — Wegen der besonderen Sachlage hielt ich es für angemessen, von den Schnitten, die die Verästelung der Leydig'schen Fasern zeigen, nicht etwa nur einen, sondern lieber eine ganze Anzahl zu photographiren, erstens damit endlich einmal jeder Zweifel beseitigt werde, und zweitens um zu zeigen, dass es sich um keine Sache handle, die etwa nur ausnahmsweise vorkomme oder schwer aufzufinden sei, was Manche vielleicht sonst daraus folgern könnten, dass einige Autoren jene Dinge trotz meiner genauen Angaben nicht gefunden haben.

---

[1] Adresse: Berlin W. (10) Regentenstraße 8.

In den Pausen bedeutet:

lf, Leydig'sche Fasern;

lz, die dazu gehörigen Ganglienzellen;

a, Verästelungen der Leydig'schen Fasern;

b, Fortsätze der Ganglienzellen *lz*;

c, Verbindungsstücke von *a* und *b*, die im Schnitte aus dem Zusammenhang gebracht sind;

s, Septen, die den medianen Nerv auf dem Niveau der Kommissuren von den beiden Hauptfasersträngen sondern;

m, medianer Nerv;

sch, die Markscheide der Leydig'schen Fasern, die bei allen Behandlungsweisen, außer mit Osmiumsäure, mehr oder minder aufblättert und dann das von vielen Autoren falsch gedeutete Wabenwerk bildet (bei den Osmiumpräparaten außer Fig. 15 auf der Pause nicht bezeichnet);

f, Nervenfasern (vgl. Text).

Einiges über das Gehirn der Riesenschlange.

Von

H. Rabl-Rückhard.

Mit Tafel XLI.

Vor einer Reihe von Jahren erhielt ich, Dank der Direktion des Berliner Aquariums, das Gehirn einer etwa 2 m langen Riesenschlange (Python tigris bezw. molurus) aus Indien.

Meine ursprüngliche Absicht, dasselbe für eine größere Arbeit über Reptiliengehirne zu verwerthen, habe ich aufgeben müssen, und möchte nur in aller Kürze Einiges über den Bau dieses Organs mittheilen, zumal da ich im Stande bin, frühere Veröffentlichungen darüber zu ergänzen und zu berichtigen.

Wir besitzen bisher eine Darstellung des Gehirns der amerikanischen Riesenschlange (Boa constrictor) aus der Feder Swan's (31, Pl. XVIII, Fig. 1), und eine Arbeit Lussana's über das Gehirn von Python (17, p. 445 ff.).

Fig. 1 stellt das Gehirn in einer Vergrößerung von 1,3 : 1 von der Dorsalseite dar, nachdem die Pia mater abgelöst ist. Erst dadurch tritt das Oberflächenrelief deutlich hervor, namentlich die Furchenbildung am Mittelhirn und das Verhalten des Kleinhirns zum vierten Ventrikel. — Im Ganzen betrachtet, erscheint das Gehirn in der Seitenansicht auffallend flach gestaltet. Die Rückenansicht lässt die kolossal entwickelten Tractus olfactorii (*tr.ol*) erkennen, deren volle Länge nicht wiedergegeben ist. Der Lobus olfactorius setzt sich durch eine dorsale Furche, welche von einem Gefäßast eingenommen wird, von der Spitze des Großhirns (*h*) ab. Die dorsale Oberfläche des letzteren ist auffallend wenig gewölbt, fast abgeplattet; auch die Trichterregion erscheint wenig entwickelt. An das Großhirn schließt sich das Mittelhirn (*m*) an. — Schon Swan fand dessen eigenthümliche Viertheilung bei der Boa constrictor, eine Erscheinung, die nach Milne Edwards (21, p. 298) überhaupt dem Gehirn der Schlangen zukommen soll. Er fügt hinzu, dass so eine Ähnlichkeit mit den Vierhügeln der Säugethiere entsteht, doch bestehe ihr hinterer Theil nur aus einer schmalen Leiste (bande), während die vorderen Lappen sehr dick seien.

Owen (26, I, p. 291) beschreibt, indem er dazu eine Zeichnung des Gehirns von Boa constrictor wiedergiebt, ebenfalls diese Viertheilung der Lobi optici. Nach Lussana erscheint die Längsfurche in ihrem Bereich erst deutlich, wenn die Pia mater abgelöst ist, was ich, wie oben bemerkt, bestätigen kann.

Das Kleinhirn (*c*) wird von Owen als ein abgeplatteter halbkreisförmiger Lappen beschrieben, der sich nach hinten von der Vereinigung der Corpora restiformia erstreckt und den größeren Theil des vierten Ventrikels bedeckt. Letzterer erscheint als ein kurzer schmaler Spalt.

Wie meine Zeichnung erkennen lässt, stimmt das Verhalten dieses Theiles nicht ganz mit jener Darstellung überein. Eben so wenig zutreffend erscheint die Bemerkung Lussana's, welcher das Kleinhirn als einen abgestumpften Kegel bezeichnet, der auf dem vierten Ventrikel ruhe und durch eine Querfurche in eine größere vordere und hintere kleinere Windung zerfalle. Auch hebt er die Größe des Kleinhirns hervor und bringt sie in Beziehung zu der Beweglichkeit des Thieres[1]. Es ist mir nicht recht verständlich, wie ein Befund, der mit bloßem Auge gemacht werden kann, so abweichend von dem dargestellt werden konnte, was die Wirklichkeit zeigt. Hier erscheint das Kleinhirn als eine dünne, nach hinten zu in einen konkaven zugeschärften Rand auslaufende Lamelle, die einen großen Theil des vierten Ventrikels frei lässt. Zu beiden Seiten liegt der mächtige N. trigeminus (*n.V*), weiter nach hinten der Acusticus, ganz ähnlich, wie ich dies beim Gehirn des Alligators (27, p. 354) beschrieben habe (*ac*).

Dieses Verhalten tritt natürlich erst hervor, nachdem man den Pia-Überzug des Kleinhirns sammt der Decke des vierten Ventrikels entfernt hat. Dann sieht man auch, dass von letzterem ein dreieckiger Abschnitt, der caudalwärts spitzwinkelig ausläuft, frei zu Tage liegt und erkennt die Andeutung einer Taenia am Saume des dorsalen Markes (*t*). Im Grunde des Ventrikels ist ein nach hinten zu pfeilförmiger Längsspalt sichtbar, der, unter die Kleinhirnlamelle tretend, sich verbreitert und vertieft, und den zwei sehr zarte Querlinien, dicht vor der Pfeilspitze, durchsetzen. — Ich kann nur die Vermuthung aussprechen, dass die von meinem Befund dieser Region so abweichende Darstellung Owen's und Lussana's sich daraus erklärt, dass diese Forscher die Tela chorioidea des vierten Ventrikels mit der Deckplatte der Pia für den hinteren Theil des Kleinhirns ansahen.

---

[1] Die vergleichende Anatomie des Kleinhirns lässt uns vorerst in Betreff der physiologischen Deutung dieses Hirntheils im Stich. Wie erklärt sich die starke Entwicklung desselben bei den Knorpel- und Knochenfischen gegenüber den Reptilien und Amphibien? Warum ist es bei den Krokodiliern stärker entwickelt als bei den Sauriern? Die Entwicklung der Extremitäten an sich kann nicht den Ausschlag geben, sonst müssten wir beim Frosch ein größeres Kleinhirn erwarten als bei den Knochenfischen. Auch die Beweglichkeit des Thieres an sich scheint nicht maßgebend zu sein, wenn auch im Allgemeinen der Fisch den trägen Reptilien und Amphibien gegenüber als ein stets bewegliches ruheloses Wesen erscheint. Aber die Plattfische, der träge Karpfen, der Lophius, der stundenlang wie versteinert liegt, sind doch auch äußerst wenig lebhafte Fische trotz des großen Kleinhirns.

Am verlängerten Mark endlich ist ein seichter Sulcus longitudinalis posterior (dorsalis) erkennbar, während am lateralen Rande eine größere Anzahl von Nervenwurzeln hervortritt, die deutlich in zwei Gruppen zerfallen. Sie entsprechen offenbar dem, was ich am Alligatorhirn als Glossopharyngeus-Vagus und als Accessoriusgruppe (27, p. 348) beschrieben habe.

Gehen wir nun zur Beschreibung der inneren Struktur des Gehirns über, wie sie nach Anfertigung einer Querschnittserie uns entgegentritt. Ich bemerke im Voraus, dass die Art der Vorbereitung des Gehirns leider die Anwendung der Weigert'schen und Pal'schen Färbung nicht ermöglichte. Zum Theil musste ich mich mit einer Nigrosinfärbung behelfen; während der Arbeit wurde das Mallory'sche (18, p. 375) und Wolters'sche Verfahren (34, p. 466) bekannt und von mir versucht. Ersteres liefert hübsche Bilder, die sich aber nicht viel von guten Nigrosinfärbungen unterscheiden. Die erste der drei Färbungen, welche Wolters anempfiehlt, konnte ich Anfangs leider nur noch auf den caudalsten Theil der Medulla oblongata anwenden, erhielt aber damit so befriedigende Bilder, dass ich mir die Mühe nicht verdrießen ließ, die bereits nach Mallory'scher Färbung eingebetteten Schnitte wieder vom Lack und Celloidin zu befreien und nachträglich damit zu behandeln. — Dabei verschwand die blaue Färbung Mallory's ganz, an ihre Stelle trat eine den Pal'schen Präparaten ähnliche Schwarz- bezw. Schwarzbraun- oder -blaufärbung der markhaltigen Fasern auf blass braungelbem Grunde, die eine Verfolgung ersterer sehr erleichterte. — Ich kann daher das erste Wolters'sche Verfahren überall da empfehlen, wo eine frühere Auswässerung der in Chromsalzen gefärbten Gehirne die Anwendung der Weigert'schen Färbung ausschließt. Die Behandlung mit der sauren Hämatoxylinlösung braucht nicht auf dem Brütofen stattzufinden; es genügt ein 12—24stündiges Einlegen bei Zimmertemperatur. Das Eintauchen in die 3%ige Lösung von Kalibichromat, welches ich statt der Müller'schen Flüssigkeit anwandte, nimmt man am besten in kleinen Tuschnäpfen vor und gießt jedes Mal nach der Benutzung für etwa sechs Schnitte die intensiv schwarz gewordene Lösung fort. Bisweilen gelingt die Differenzirung in der Pal'schen Mischung unvollkommen, wo ein längeres Einlegen der Schnitte in 3—4fach verdünnte Weigert'sche Flüssigkeit noch zum Ziele führte. Das ganze Verfahren muss entschieden noch mehr durchgearbeitet werden, um Zufälligkeiten auszuschließen.

Die Anwendung der älteren Färbungsmethoden mag mir zur Entschuldigung dienen, wenn ich in Betreff des Faserverlaufs am Vorder- und Zwischenhirn nicht viel zu bieten vermag; die Seltenheit des Materials scheint mir immerhin die Veröffentlichung selbst unvollkommener Ergebnisse zu rechtfertigen. Wir sind in der vergleichenden Hirnanatomie noch lange genöthigt, lediglich Bausteine zusammenzutragen; erst späteren Forschern wird es möglich sein, weitergehende Schlüsse zu ziehen, indem sie jene zusammenfügen. Die Sucht, immer gleich etwas Neues, eine überraschende Aufklärung über gewisse Bahnen und dergleichen zu finden, führt zu leicht auf Abwege, und auch hier gilt das Wort: chi va piano, va sano.

Wir besitzen über den feineren Hirnbau der Schlangen, abgesehen die älteren Arbeiten, welche ich oben erwähnte, eine neuerdings erschienene Arbeit von Ad. Meyer (Chicago) (20 [Bd. LV, 1]). — Derselbe benutzte das Natterngehirn (Callopeltis Aesculapii), seine Untersuchung beschränkt sich indess vorläufig auf das Vorderhirn. — Außerdem macht C. L. Herrick in seinen Arbeiten über das Reptiliengehirn vielfach auch Angaben über den Hirnbau der »black snake« (9, I, p. 7; III, p. 77). Ich werde bei meiner Darstellung wiederholt auf diese Arbeiten mich beziehen.

Die Figg. 2—23, mit Ausnahme von 9, 10 und 15 sind bei sechsfacher linearer Vergrößerung nach der Schnittserie des Gehirns von Python mittels des Edinger'schen Apparates gezeichnet; die Schnittrichtung war Anfangs, bis hinter die Commissura posterior, keine völlig frontale, sondern fiel etwas schräg; die Schnitte hinter jener Kommissur dagegen sind möglichst frontal gelegt.

Die Figuren sind nach der Mallory'schen Färbung gezeichnet und geben, trotz der Unvollkommenheit, mit der dabei der Faserverlauf erkennbar ist, doch das Wichtigste desselben wieder. Im Übrigen muss das beschreibende Wort aushelfen, das sich auf die sehr viel schärferen Bilder der nachträglich ausgeführten Umfärbung der Präparate nach Wolters stützt. — Nur da, wo es für die Klarheit der anatomischen Beschreibung und Vorstellung unbedingt nöthig erschien, habe ich noch einige Bilder nach des Letztgenannten Färbung beigefügt (Fig. 9, 10, 15, 24). Denn im Grunde genommen fallen doch alle derartigen Zeichnungen mehr oder weniger schematisch aus, da eine strenge Wiedergabe aller Faserzüge und Gangliengruppen ein Größenverhältnis der Abbildungen voraussetzen würde, wie es nur ein Atlantenwerk ermöglicht. So werden also leider oft die Bilder nicht Beläge für die auf Grund der Präparate aufgestellten Behauptungen, sondern Abstraktionen. Wie es mir scheint, kämpfen sämmtliche vergleichende Hirnanatomen mit diesen Übelständen der Wiedergabe, denn nur Wenige sind im Stande, so kostbare und große Abbildungen ihren Arbeiten beizufügen, wie seiner Zeit Fritsch und Andere. — Auch die Photographie leistet hier noch lange nicht Genügendes.

I. Das Hemisphären- und Zwischenhirn.

In Betreff des Vorderhirns will ich mich kurz fassen, da die genaue Darstellung Ad. Meyer's über Callopeltis Aesculapii (s. o.) vorliegt, die das Wesentliche schon vorweggenommen hat.

Nur das Rhinencephalon verdient eingehender besprochen zu werden. Hier verdanken wir C. L. Herrick (9, III, p. 77) genauere Angaben über die Gestaltung des Tuber olfactorium bei den Reptilien, insonderheit der Schlange. Er bezeichnet als Fossa olfactoria (9, II, p. 1) eine Vertiefung an der medio-ventralen Seite jedes Tuber, in deren Bereich die Schicht des »Pero«[1], namentlich das Lager der Glomeruli, verdickt erscheint. Ich verfüge leider nur über einige Querschnitte des Lobus olfactorius, da die übrigen durch einen Unfall verloren gingen, und vermag nicht genau anzugeben, aus welcher Region sie speciell stammen. — Dieselben zeigen nun das Bild der Fig. 2: jederseits wird eine median gelegene Verdickung durch einen sichelförmigen Spalt, die »Rhinocoele« (*r*), von der sehr dünnen lateralen Mantelschicht geschieden. In ersterer liegt die »Fossa olfactoria« (*fo*), an der man folgende Schichten erkennt: Den medianen Spalt begrenzt eine Lage bandartig abgeplatteter quergestellter Nervenbündel, die säulenartig über einander geschichtet sind. Vielfach sind diese Bündel auch noch senkrecht zerklüftet. An der medianen Oberfläche liegen zahlreiche Gefäßquerschnitte. Lateral folgt auf diese Säulenschicht eine schmale

---

[1] Ich bemerke, dass ich nicht in Erfahrung bringen konnte, was Wilder, der diesen Ausdruck Pero eingeführt hat, darunter versteht. Die amerikanischen Anatomen haben leider eine Namenbezeichnung für die verschiedenen Theile des Gehirns eingeführt, die meines Erachtens kein Fortschritt ist. Statt der rein lateinischen Bezeichnungen wählten sie Ausdrücke, die für Jeden, der etwas linguistisches Gefühl hat, geradezu barbarisch klingen.

Zwischenzone, in der sich vorwiegend dorsoventral verlaufende Faserzüge mit quergetroffenen Längsfasern durchflechten. Dann folgt die sehr stark entwickelte Lage der Glomeruli, zwischen denen dunkle Körner vertheilt sind. — Dieselbe grenzt sich in konvexer Linie lateral gegen eine Schicht grauer Substanz ab, innerhalb deren zahlreiche kleine Ganglienzellen erkannt werden. Der Spalt der »Rhinocoele« endlich wird von einer lateral lockeren, medial dichteren Lage von Körnern begrenzt. — Mehr Einzelheiten zu erkennen gestattet die Nigrosinfärbung nicht. Am Hemisphärenhirn fesselt die Aufmerksamkeit zunächst das in der Lamina terminalis gelegene Kommissurensystem. Wir unterscheiden deutlich (Fig. 3 und 4) zwei derselben: eine basale, die der Commissura anterior der höheren Wirbelthiere homolog, und eine dorsale, dem Corpus callosum Osborn's entsprechend. Da ich die Absicht habe, an anderem Orte die verschiedenen Kommissuren des Reptiliengehirns eingehender zu besprechen, beschränke ich mich hier lediglich auf die Beschreibung beider Systeme. Die Commissura anterior (*c.a*) in der Medianebene einfach, läuft seitlich in zwei Faserzüge aus: ein stark entwickeltes basales Bündel (*c.a'*) zieht seitwärts ventral sich senkend zur Schläfenseite des Stammlappens der Insel und biegt dann nach vorn ab, um als Pars olfactoria sich in das Rhinencephalon einzusenken. Ein dorsaler Theil läuft mit dorsal gewendeter Konkavität nach der Basis des Corpus striatum aus, da wo dieses an die verdickte mediale Mantelwand, die ich als Ammonsfalte, C. L. Herrick als Hippocampus (10, III, p. 56) bezeichnet, angrenzt. Dieser Faserzug, der lateral dicht unter dem Seitenventrikel streicht, entspricht der Pars temporalis der vorderen Kommissur der höheren Wirbelthiere. Außer diesen Faserzügen glaube ich aber noch sparsame Fasern zu erkennen, die, von der dorsalen Begrenzung der Commissura anterior ausgehend, sich in der Medianebene kreuzen und darauf an das gleich zu besprechende Corpus callosum der entgegengesetzten Seite anschließen (Fig. 3). Als letzteres bezeichnet bekanntlich Osborn (23, p. 223, 531) eine Kommissurbildung der medialen Mantelwand des Großhirns der niederen Wirbelthiere, die, zuerst von Stieda (30, p. 398) bei der Schildkröte entdeckt, von mir beim Alligator (27, p. 364) wiedergefunden und als Commissura pallii bezeichnet wurde. Ich will hier auf nähere Erörterungen, wie gesagt, nicht eingehen, sondern nur bemerken, dass diese Kommissur bei der Riesenschlange verhältnismäßig schwach entwickelt erscheint, aber durch die eben beschriebenen sich kreuzenden Bündel verstärkt wird. Was letztere anbetrifft, so beschrieb schon Bellonci (2, p. 3, 398) sich kreuzende Bündel des »Corpus callosum«, die zum Theil mit dem Riechlappen in Beziehung stehen sollen.

Ich selber (28, p. 281) fand eine entsprechende Kreuzung bei Psammosaurus und bezeichnete sie — vielleicht voreilig, wie ich jetzt zugestehen muss — als Decussatio partis olfactoriae. Es handelt sich möglicherweise nicht um die letztere, sondern um dorsale Bündel der Pars temporalis. — Ad. Meyer (20, p. 115) beschäftigt sich sehr eingehend mit den Bestandtheilen der vorderen Kommissur bei Callopeltis Aesculapii. Er acceptirt meine Bezeichnung, sagt aber auch: »Ein direkter Zusammenhang mit dem Bulbus resp. Tractus olfactorius ist bei der Natter höchst unwahrscheinlich.« Er findet ferner keine wirklichen Kommissurfasern der medianen Mantelwand, die meiner Commissura pallii bezw. dem Corpus callosum Osborn's entsprechen, sondern nur sich kreuzende Fasern, die aber nach ihm vom Mantel der einen Seite durch die Lamina terminalis zur medialen Seite des basalen Vorderhirnbündels gelangen und sich diesem anlegen. — Ich möchte darauf hinweisen, dass auch Köppen am Eidechsengehirn eine ähnliche Darstellung giebt (14).

Er sagt: »die blauen Fasern, die unter ihm liegen (dem Balken), gehören dem Fornixstiel an«. Nach der Abbildung scheinen mir aber diese Fasern identisch mit den sich kreuzenden, wenn sie auch, weil vielleicht anders gedeutet, anders gesehen wurden. Osborn (23, Taf. XXV, Fig. 20) wiederum bildet von der Wassernatter (Tropidonotus) einen Zug ab, der dem von Köppen als Fornixstiel bezeichneten zu entsprechen scheint, und als for? bezeichnet ist. Er sagt: »The evidence regarding the fornix in Ophidia is not as yes sufficiently clear to be conclusive, but I believe that further evidence will soon be forthcoming to show that there are two fornix tracts in the reptilian brain (p. 540). — Wie man aus dieser Zusammenstellung sieht, liegt das Verhalten der einzelnen Bündel der Commissura anterior bezw. des Corpus callosum und Fornix bei den Ophidiern (und Sauriern) durchaus noch nicht klar, und bedaure ich, dass die von mir angewandte Färbung an dem durch seine Größe sonst so günstigem Objekt einen sicheren Schluss nicht gestattet. Ich schließe mich daher dem Urtheil Meyer's (20, p. 120) durchaus an, dass ohne Hilfe von Degenerationsversuchen man in der Angabe der Befunde sehr vorsichtig sein muss.

Zu erwähnen wäre noch, dass, wie Fig. 4 zeigt, die Commissura anterior eine Strecke weit dadurch vom Corpus callosum völlig getrennt erscheint, dass sich ein Divertikel des dritten Ventrikels zwischen beide schiebt. Wir können denselben dem Recessus triangularis des menschlichen Hirns vergleichen, und dürfen darin vielleicht das Homologon des Lobus olfactorius impar v. Kupffer's (16, p. 14) sehen.

Über andere Punkte im Bau des Groß- und Zwischenhirns der

Riesenschlange kann ich kurz hinweggehen, da mir hier Andere, namentlich **Meyer** und **Edinger**, sowie C. L. **Herrick**, bereits vorgearbeitet haben. Was zunächst den Großhirnmantel anbelangt, so zeigt der mediale Theil desselben, der durch die große Hirnspalte von dem der anderen Hemisphäre geschieden ist, jene Verdickung des basalen Abschnittes, der von den Autoren verschieden bezeichnet wird. **Edinger** nennt ihn Fornixleiste (7, p. 116), **Meyer** (20, p. 86) Septum pellucidum, **Herrick** (9, p. 59) Hippocampus. Ich habe ihn schon vor langen Jahren in meiner (nicht veröffentlichten) Habilitationsrede als Homologon der Ammonsfalte des embryonalen höheren Wirbelthierhirns bezeichnet und möchte diesen Namen (oder Ammonswulst) auch beibehalten, weil die sämmtlichen übrigen Benennungen irrthümliche Vorstellungen erwecken könnten (Fig. 3 und 4 *a.w*). Wir thun, glaube ich, gut, nicht differenzirte Bildungen des Gehirns niederer Wirbelthiere mit den embryonalen Namen zu bezeichnen, welche homologe Gegenden höherer Gehirne bereits besitzen. — Die eigenthümliche Verdünnung der medialen Mantelwand dorsal von diesem basalen Theil, den ich als Ammonswulst bezeichne, beschreibt bereits **Meyer** (p. 85). Er findet sich auch bei anderen Reptilien, z. B. Lacerta ocellata. — Das Faserbündel, welches emporsteigend diese Stelle durchsetzt und fast allein die Wand daselbst vorstellt, ist die Ausstrahlung des Corpus callosum **Osborn**'s.

Auch in Betreff der verschiedenen Ganglienzelllagen des Hemisphärenmantels (Fig. 3 u. 4 *g*) stimme ich durchaus mit **Meyer**'s Darstellung überein. Klarere Bilder, als die dicken Schnitte des Riesenschlangenhirns, gewährte mir in dieser Beziehung eine $^1/_{50}$ mm dicke Schnittserie durch das Gehirn von Lacerta ocellata, mit Karmin in toto gefärbt. Der mediale Theil der medialen Schicht reicht hier sicher nur bis zu der eben erwähnten Einschnürung der entsprechenden Mantelwand und lässt den eigentlichen Ammonswulst im vorderen Bereich des Zwischenhirns frei, während er weiter nach hinten auch die ganze medial-ventrale Mantelwand als ein Streifen mehrfach geschichteter »Körner« durchsetzt. Zweifellose »Pyramidenzellen« zeigt nur der laterale Ausläufer dieser Zellschicht, der im Hemisphärendach liegt, allein dazwischen liegen auch vielfach multipolare Ganglienzellen, deren Ausläufer nicht nach einer bestimmten Richtung orientirt sind.

Es erübrigt noch, der von mir am Gehirn von Psammosaurus entdeckten Kommissur zu gedenken, die ich seiner Zeit als Fornixrudiment gedeutet habe. Es ist mir mit dieser Entdeckung eigenthümlich ergangen: da ich leider meine ausführliche Darstellung und die dazu gehörigen, aus dem Jahre 1881 stammenden Abbildungen (Photogramme) bis heute nicht veröffentlichte, so haben die verschiedensten Forscher darunter etwas ganz Anderes verstanden, als ich. **Belloncı** (2, p. 8, Fig. 7 *cmc*) und **Osborn** (23, p. 243; 24, p. 268 u. 25, p. 80) glaubten, ich hätte die Commissura superior damit gemeint — und fanden somit das fragliche Gebilde auch am Gehirn der Amphibien, wo dasselbe jedenfalls nicht zur selbständigen Entwicklung kommt, möglicherweise aber mit der Supracommissura in nuce vereint ist. C. L. **Herrick** (9, I, p. 80), der Anfangs diese Kommissur noch als Supracommissure bezeichnete, kommt indess schon zu dem Schluss, dass bei der Eidechse zwei wirklich von vorn herein getrennte Kommissuren vorhanden sind. Er bildet sie im Horizontalschnitt richtig ab (9, Pl. IX, Fig. 6 *S.c*) und bezeichnet sie später als Fornix- oder Hippocampal commissure (9, III, p. 89, cf. Pl. V, Fig. 5 *Hip.c*). Völlig klar ist auch er nicht, wie daraus hervorgeht, dass er ihre Existenz bei Cheloniern und Ophidiern behauptet (10, III, p. 59, 60 u. 9, III, p. 90). Erst **Meyer** (20) bildet dieselbe in richtiger Weise von Iguana tuberculata ab und sagt bestimmt: »Es ist wohl angezeigt, darauf hinzuweisen, dass bei der Natter das von **Rabl-Rückhard** beschriebene »Fornixrudiment« — nicht vorhanden ist« (p. 119).

Das ist vollkommen richtig: die von mir entdeckte Kommissur, für die ich die **Meyer**'sche Bezeichnung commissura pallii posterior — im Gegensatz zu der dem **Osborn**'schen Balken entsprechenden Commissura pallii anterior gern acceptire, existirt lediglich bei den Sauriern, wo ich sie nun bereits bei Lacerta, Psammosaurus, Iguana, Podinema, Chamaeleo gefunden habe (C. L. **Herrick** auch bei Phrynosoma, 9, Pl. V, Fig. 5), sie fehlt aber den Krokodiliern, Cheloniern und Ophidiern, und wenn man sie dort zu sehen glaubte, hat man sie mit der Commissura superior verwechselt. Bei den Amphibien kommt sie überhaupt nicht zur selbständigen Entwicklung.

Die Commissura pallii posterior, mein Fornixrudiment, ist wesentlich eine Verbindung der medialen Mantelwände der in der großen Hirnspalte einander zugekehrten Hemisphären, die Commissura superior dagegen eine Verbindung des Hirnstocks (im Sinne **Reichert**'s) im Bereich der Ganglia habenulae, ohne Beziehungen zum Mantel.

Fig. 6 zeigt die Commissura superior (*c.s*) in ihrer starken Entwicklung als einen den dritten Ventrikel überbrückenden Querfaserstrang, der unmittelbar den Ganglia habenulae (*g.h*) aufliegt. Es fehlt jede Verbindung mit den medialen Mantelwänden, die ventralwärts nur noch durch eine dünne Membran vertreten werden (vgl. Fig. 5 linke Seite). In den abgebildeten Schnitt fällt nur der mediale Theil der Kommissur, die Seitentheile senken sich oralwärts allmählich abwärts, indem sie sich um den seitlichen Umfang der mächtig entwickelten

Ganglia habenulae schlagen, so dass also die Kommissur ein oralwärts offenes schräg liegendes Hufeisen bildet (9, III, p. 95, 96). Vom basalen Theil der Ganglien ausgehend wird der Fasciculus retroflexus (Meynert) sichtbar, der zum Ganglion interpedunculare der Mittelhirnbasis zieht. In der großen Hirnspalte liegt der ovale Querschnitt eines Gebildes anscheinend drüsigen Baues; man erkennt zahlreiche Gefäßquer- und Schrägschnitte, Faltenbildungen der bindegewebigen Wandung und einen kleinzelligen Inhalt. Darüber liegen Plexus chorioidei (im abgebildeten Schnitt nicht mehr sichtbar). Es handelt sich offenbar um die Zirbeldrüse bezw. deren Stiel, während der distale Theil bei der Präparation verloren ging (Fig. 6 *gl.p*).

II. Das Mittelhirn.

Die relativ höhere Entwicklung, die das Mittelhirn der Schlangen insonderheit des Python, schon in der unter den Nichtsäugethieren sonst nie vorkommenden Vierhügelbildung erkennen lässt, giebt sich auch darin zu erkennen, dass der Hohlraum dieses Hirntheils, der dem Aquaeductus Sylvii entspricht, gegenüber der Dicke der Wandung zurücktritt. Die Querschnittsfigur desselben ist eine je nach der Gegend sehr wechselnde, im Allgemeinen lässt sie sich mit der Form eines Schmiedenagels vergleichen, dessen dreikantiger Kopf dorsal, dessen Spitze ventral gerichtet ist. Im vorderen Zweihügel erscheint dieser Kopf verhältnismäßig breit, der Stift dagegen schmal und kurz (Fig. 8), während weiter nach hinten unter Verkleinerung desselben der Querschnitt mehr die Form eines Gewürznägelchens zeigt, um endlich im hinteren Vierhügel sogar eine einfache Spaltform mit nach oben gekehrter dreieckiger Spitze anzunehmen (Fig. 8, 9). — Noch weiter caudalwärts entsteht eine Form, die besser, als eine Beschreibung, die Beachtung der Fig. 12 erkennen lässt.

Was den feineren Bau dieses Hirnabschnittes anbelangt, so erscheint es am besten, denselben an der Hand einer Beschreibung verschiedener Querschnitte zu erörtern.

Unmittelbar hinter der Commissura posterior besitzt der Aquaeductus Sylvii eine spaltförmige Gestalt mit dorsal gerichtetem abgerundetem Ende (Fig. 7) und man erkennt hier eine eigenthümliche, örtlich begrenzte, starke Wucherung der dorsal gelegenen Ependymzellen, welche lange Cylindergestalt annehmen und im Querschnitt ein hufeisenförmiges Gebilde darstellen, das seitlich in je einen Zipfel ausläuft (Fig. 7 *ep*). Es handelt sich wiederum auch hier um jene, wie es scheint, bei allen Wirbelthieren von den Amphibien aufwärts vorkommende Bildung, auf die ich wiederholt in meinen Veröffentlichungen hingewiesen habe, und die ich als ein Homologon des räthselhaften Torus longitudinalis der Knochenfische deute. — Ich behalte mir eine baldige Zusammenstellung der Befunde bei den verschiedenen Thierklassen und eine Erörterung dieser Frage vor[1].

Über die Commissura posterior vermag ich nicht viel zu sagen, da leider meine Schnittserie hier eine Lücke aufweist. Den ventralen Theil derselben erkennt man auf Fig. 7 als einen breiten, über den Aquaeductus hinziehenden Streifen markhaltiger Nervenfasern (*c.p*).

Der Schnitt hat gleichzeitig den Spaltraum des Infundibulum (*i*), der ventral von dem des Aquaeductus liegt, sowie Theile der Großhirnhemisphären getroffen. Ich werde darauf später zu sprechen kommen.

Der Schnitt Fig. 8 geht durch die Austrittsstelle des Nervus oculomotorius und ist als Fig. 9 bei stärkerer Vergrößerung und nach Färbung der Markfaserung (Wolters) dargestellt.

Was uns zunächst auffällt, ist das mächtige geschlossene Fasersystem, welches vom Dach des Mittelhirns hinabsteigend, in bogenförmigem Verlauf um den Aquaeductus biegt und sich im Bereich von dessen lateralem und basalem Theile in eine Anzahl Bündel zerfasert, welche das ventrale (hintere) Längsbündel zerklüften und durchsetzen (Fig. 8, 9 *d.V*). Dorsal vom Aquaeductus bilden sie eine deutliche Kommissur, und unter derselben liegt eine flächenartig ausgebreitete Gruppe großer, rundlicher Ganglienzellen in mehrfachen Reihen über einander (*g.V'*). Diese Gangliengruppe lässt sich im ganzen Bereich des Mittelhirndaches (Tectum) nachweisen und verschmälert sich schließlich im hintersten Theil desselben zu einer median gelegenen strangförmigen Anordnung (vgl. Fig. 12).

Das eben beschriebene System bogenförmig vom Tectum herabsteigender Bündel bildet, indem die einzelnen Züge sich in feine markhaltige Fibrillen auflösen, in dem unmittelbar ventral vom hinteren Längsbündel gelegenen Bereich der von Längsfasern freien Medianebene, der Raphe, ein äußerst dichtes Gewirr mannigfach sich durchkreuzender Fasern, an dem sich aber auch scheinbar aus dem ventralen Gebiet in die Raphe tretende Fasern betheiligen. So entsteht ein nach dem Ursprungsgebiet des Oculomotorius immer dichteres und ansehnlicheres Feld (Fig. 9 *oc.f*), welches nach dem Boden des Aquaeductus zu in eine Spitze ausläuft, während es ventral eine hufeisenförmig geschweifte Grenze zeigt. Dorsal vom hinteren Längsbündel tauchte dann beiderseits der charakteristische laterale Oculomotoriuskern (Nucleus posterior) auf; doch sieht man auch in dem eben beschriebenen Faserfelde der Raphe, wenn auch undeutlich, Ganglienzellen liegen, die zweifellos dem medialen Kern angehören. Auch zwischen den zerklüfteten hinteren Längsbündeln liegen zerstreute Ganglienzellen des Oculomotoriuskerns. **Mayser** findet, was ich bestätigen kann, dasselbe Verhalten sehr schön bei Knochenfischen, wo sich solche Zellen mitten im kompakten Längsbündel eingelagert zeigen (19, p. 286). — Endlich erscheinen dazwischen auch einzelne quer getroffene dicke markhaltige Nervenfasern, die wohl aus einem Zerfall des hinteren Längsbündels stammen. — Die Wurzelbündel des N. oculomotorius (*n.III*) lassen sich bis in das Fasergewirr verfolgen, eine theilweise Kreuzung war nicht erkennbar. Bekanntlich ist eine solche namentlich am Fischgehirn von **Fritsch** und **Mayser** gefunden worden.

---

[1] Vgl. auch Herrick, Topography and Histology of the Brain of certain Reptiles (The Journal of comparative Neurology. III. p. 97. Taf. VIII, Fig. 2), wo diese Verdickung von der »black snake« (Coryphodon constrictor?) abgebildet ist.

Der oben beschriebene geschlossene, vom Tectum herabsteigende Faserzug ist schon vielfach am Mittelhirn niederer Wirbelthiere gefunden und beschrieben worden. — So bildet **Stieda** Züge am Lobus opticus des Frosches ab (31, Taf. XVIII, Fig. 15), die demselben entsprechen dürften, während **Köppen** nur die sich ventral verbindenden Schleifenfasern beschreibt, einen besonderen geschlossenen Zug aber nicht erwähnt (15, p. 16, cf. Taf. II, Fig. 11, Fig. 12 *L*). — **Osborn** (25, p. 69, Taf. V, Fig. 19, Taf. VI, Fig. 25, 31) spricht, so viel ich weiß, zum ersten Male es aus, dass dieser Zug, den er am Cryptobranchus- und Necturusgehirn abbildet, eine absteigende Trigeminuswurzel ist, die aus dem »trigeminal mesencephalic nucleus« entspringt. — Unter letzterem versteht er die soeben von mir beschriebenen Gangliengruppen im Dach des Mittelhirns (*g.V'*). Eben so gedenkt **Burckhardt** (4, p. 379) eines zu dem Mittelhirntrigeminuskern gehörigen Tractus, der »nach hinten verläuft und in der Höhe der Trigeminuswurzeln sich mit diesen vermischt«.

Auf einer Figur von **Bellonci**, dem Gehirn von Podarcis muralis entnommen, erkennt man ihn wieder (3, Taf. I, Fig. 14), eben so stellt ihn **Wilder** (33, Sep.-Abdr. p. 88) am Mittelhirn von der Schildkröte (Nannemys guttata) dar und bezeichnet ihn als Fasern des deap white layer (*o o'' o'''*). Beim Alligator erwähnt und zeichnet C. L. **Herrick** (11, Pl. XII, Fig. 3 *d.t*) einen Faserzug als »descending decussating tract from the optic lobes« (*t*), der, wie auch meine eigenen Präparate ergeben, identisch mit unserem ist. **Köppen** (14, p. 504, Taf. XXII, Fig. 13) beschreibt bei der Eidechse einen Zug als »innere Kernfasern«, der jedenfalls zum Theil dem unseren entspricht. Derselbe stamme aus dem »inneren Kern«, worunter er nicht bloß den Mittelhirntrigeminuskern, sondern die ganze Kernmasse um den Ventrikel herum versteht, und kreuze sich ventral. Die Kreuzungsstelle entspricht dem von mir beschriebenen feinen Fasergewirr an der Ursprungsstelle der Oculomotoriuswurzel. Er homologisirt ihn mit dem Lemniscus. — Endlich erkennt man diesen Faserzug theilweise im Schnitt getroffen, sowie die Decussation in der Raphe, auch bei Herrick (9, III, Pl. V, Fig. 9, p. 99) am Gehirn von der Krötenechse (Phrynosoma coronata). — Seine Beschreibung ist leider etwas kurz und mir nicht ganz klar. Jedenfalls sehen wir, es handelt sich um ein bei Amphibien und Reptilien konstant vorkommendes System. Auf der Hand liegt seine Homologisirung mit jenen Markfasern am Vierhügel des Menschen und der Säugethiere, die man als theils der Schleife, theils der absteigenden Trigeminuswurzel angehörig beschreibt (22, p. 241, 294), also mit dem tiefen Mark des Mittelhirndaches (7, p. 97, 101) oder der Schleifenschicht (12, p. 703) (Stratum lemnisci).

Bei der Riesenschlange treten aber die innigen Beziehungen dieses Zuges zum Ursprung des Oculomotorius deutlich hervor, indem er sich mit letzterem zu jenem dichten Fasergewirr vereint, welches im dorsalen Theil der Raphe liegt. — So muss ich wenigstens meine Präparate deuten.

Es fragt sich, besteht dieser Zug auch bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen, und wie verhält er sich hier?

Bereits Köppen (l. c. p. 504) macht darauf aufmerksam, dass seinen »inneren Kernfasern« der Fasciculus lateralis und medialis von Fritsch (8) und das tektobasale Associationssystem und der Lemniscus Reilii von Auerbach (1, p. 373) entspricht. Bei den Selachiern beschreibt Rohon ein »eigenthümliches Kommissurensystem« (29, p. 39, cf. Taf. VII, Fig. 51), das mit dem beschriebenen identisch zu sein scheint, und Fritsch (8, Taf. XII, Fig. 50 *r.p*) bildet es ab, indem er es als Radiatio peduncularis bezeichnet. — Immerhin bliebe noch zu untersuchen, in wie weit diese Faserzüge dem Schleifensystem einer-, der absteigenden Trigeminuswurzel andererseits angehören.

Kehren wir zu unserem Gegenstand zurück, so zeigt sich, dass der eben beschriebene Faserzug sich durch das ganze Gebiet der Vierhügel verfolgen lässt. — Dabei treten aber gewisse Veränderungen im Verlauf desselben auf, die Erwähnung verdienen. Oralwärts umkreist er in schön geschwungenem Bogen den Aquaeductus — den man wohl besser ein für allemal als Ventriculus Mesencephali bezeichnen sollte — und wird bei einer senkrecht dorsoventralen Schnittrichtung in seiner größeren Ausdehnung längsgetroffen. Die dorsale Dachkommissur ist schwach entwickelt, der Faserzug der Trigeminuswurzel am breitesten in der halben Höhe des Ventrikelquerschnittes; er zerklüftet sich dann, wie oben beschrieben, in einzelne Bündel. Caudal vom Abgang des N. oculomotorius erreicht er die Raphe und das basale Mittelfeld nicht mehr, die ventralsten Bündel scheinen immer mehr in die Längsrichtung umzubiegen, und bilden daher eine Anzahl schräger Durchschnitte, die in ihrer größten Länge zum Ventrikel radiär gestellt sind und sich lateral an die hinteren Längsbündelquerschnitte angliedern. Die Dachkommissur ist jetzt stärker entwickelt, der Bogen weniger geschweift, entsprechend dem schmäleren Ventrikel (Fig. 11). Noch weiter caudalwärts im hinteren Theil des spinalen Zweihügels (Fig. 12) wird der Faserzug immer schwächer, und hier lässt sich zweifellos sein Übergang in die Längsrichtung, d. h. in die sich lateral an die hinteren Längsbündel anschließenden Querfaserzüge nachweisen; er fällt nur noch in seinem distalen Abschnitt längsgetroffen in die Schnittrichtung. Hier erscheint nun ein schräg getroffenes Bündel (*trt*) an der medianen Seite des Trigeminusbogens beiderseits ventral vom Aquaeductus. Dasselbe geht aus je einer dichten Ganglienzellengruppe hervor, die dorsal vom hinteren Längsbündel gelegen, den Trochleariskern bildet. Das Bündel steigt, als rundlicher Querschnitt getroffen, allmählich empor und biegt dann in die Valvula cerebelli um, wo es sich kreuzt und in bekannter Weise als N. trochlearis das Hirn verlässt (Fig. 11, 12, 13). Fig. 11 und 12 erläutern ohne Weiteres das gegenseitige Verhalten der absteigenden Trigeminus- und der aufsteigenden Trochlearisfasern, während in Fig. 13 der Austritt der letzteren nach ihrer Kreuzung dargestellt ist. Auffallend ist die geringe Dicke des Trochlearisstammes. — Das Einbiegen der absteigenden Trigeminuswurzel in den Stamm des Nerven konnte ich nicht verfolgen.

Über den Mittelhirn-Trigeminuskern will ich nur bemerken, dass er sich immer in der Nähe der Medianebene des Mittelhirndaches in Gestalt von zwei- bis fünffachen Reihen rundlicher großer Ganglienzellen vorfindet; zu beiden Seiten des Ventriculus mesencephali fehlen diese charakteristischen Zellen durchaus. Dieselben sind eingebettet in ein dichtes Lager sehr viel kleinerer Ganglienzellen von rundlicher Gestalt, welches auch sonst überall die nächste Schicht nach innen von den Trigeminuswurzelfasern bildet und nur den centralen Theil des Höhlengraus um den Aquaeductus frei lässt. Im hinteren Vierhügel (Fig. 12) bilden sie in der Medianebene eine dichte, strangförmig dorsoventral angeordnete Gruppe.

Außer dem oben beschriebenen geschlossenen Bündel, das als absteigende Trigeminuswurzel bezeichnet wurde, entstammen nun aber dem dorsalen Theil der Vierhügel sehr zahlreiche andere sich blasser färbende Nervenfaserzüge, die lateral von jenem Bündel zur

Mittelhirnbasis herabsteigen (Fig. 8, 9 *laq*). In halber Höhe des Ventrikelquerschnitts divergiren sie und durchsetzen die in der Figur quergetroffenen Längsbündel dieser Gegend, die man als Substantia reticularis bezeichnen kann. Auch sie bilden eine mehr diffuse breite Kommissur im Mittelhirndach dorsal von der absteigenden Trigeminuswurzel. Mehr Interesse hat dagegen die ventrale Verbindung dieser Züge, die ihrem ganzen Ursprung und Verlauf nach als Schleife gedeutet werden müssen. Man erkennt nämlich in der Mittelhirnbasis eine aus den lateralen Schleifenfasern hervorgehende sehr schöne bogenförmige Kommissur (Fig. 10 *c.lq*), welche die Raphe durchsetzt und hier hufeisenförmig, mit der Konvexität dorsalwärts, eingebogen erscheint. Dorsal von dieser Kommissur findet sich aber noch eine deutliche, ebenfalls durch die Schleifenfasern, und zwar die ventral gelegenen, gebildete Decussation, indem diese zum Boden des Ventrikels hin theils aufsteigend theils absteigend sich in der Raphe kreuzen (Fig. 10 *d*). — Was die Lage und Ausdehnung dieser Decussation betrifft, so findet sie sich in der ganzen Strecke caudal vom Oculomotoriusaustritt bis caudal vom Trochleariskern, wo sie allmählich dünner werdend, endlich schwindet, während die basale Kommissur, wenn auch schwächer entwickelt, fortbesteht.

Es liegt nahe, erstere der Meynert'schen fontainenartigen, diese der Forel'schen ventralen Haubenkreuzung zu homologisiren (vgl. 22, p. 267). Um eine Kreuzung der Bindearme kann es sich bei ersterer nicht handeln, ich finde eine solche, wie wir sehen werden, weiter caudalwärts. Auf keinen Fall aber darf man, wie dies Köppen (14, p. 505) thut, der bei der Eidechse ähnliche Verhältnisse abbildet, bei einer hier liegenden Kommissur an ein Homologon der Brücke höherer Thiere denken.

Die Fig. 10 zeigt außerdem die im Bereich des Oculomotoriusursprunges auffallende Zerklüftung des hinteren Längsbündels (*h.l*) und als letzten Rest des oben beschriebenen Fasergewirrs eine in der Raphe gelegene dorsal schneppenförmig auslaufende Faserung. An diese schließt sich nach oben der von sparsamen Fasern durchsetzte laterale Oculomotoriuskern an, dessen Ganglien nicht gezeichnet sind, um das Bild nicht zu sehr zu kompliciren.

Im spinalen Vierhügel erkennt man deutlich ein bilateral im Dach gelegenes rundliches Feld, das sich mit Hämatoxylin (Mallory) stärker tingirt und als hinteres Vierhügelganglion anzusprechen ist (Fig. 11 u. 12 *gm*). Eine Kommissur verbindet beide. Die Fasern derselben biegen lateral und medial um das Ganglion herum, indem sie aus einander weichen, und gehen dann in die Schleife über, ganz ähnlich, wie dies am hinteren Vierhügel des Menschen beschrieben wird (vgl. 22, p. 237).

Von gangliösen Anhäufungen im Vierhügel, außer den bereits besprochenen Kernen des Trigeminus, Oculomotorius und Trochlearis, sind noch zwei zu erwähnen: dorsal von der ventralen Haubenkommissur tritt nämlich in der Raphe ein Strang kleiner rundlicher Ganglienzellen auf, der vielleicht dem Nucleus centralis superior der höheren Wirbelthiere und des Menschen entspricht (22, p. 237). Weiter treten im Bereich des hinteren Vierhügels zuerst einzelne, dann zahlreichere zerstreut zwischen den Fasern der Substantia reticularis gelegene sehr große multipolare Ganglienzellen im ventral-lateralen Gebiet beiderseits auf (Fig. 15). Die stärkste Entwicklung dieses Kerns fällt indess erst in das Gebiet des Hinterhirns, wo ich darauf zurückkommen werde. Nachdem die Kommissurenbildung, die ich oben als Haubenkreuzung gedeutet habe, geschwunden, tritt weiter caudalwärts an der Grenze des Rautenhirns eine neue sehr wenig entwickelte Kommissur auf. Sie beschränkt sich an ihrer stärksten Stelle auf drei dünne quer über den dorsalsten Theil der Raphe ziehende Bündelchen, die seitwärts das hintere Längsbündel durchsetzen und sich dann der Verfolgung entziehen (Fig. 12 *br.c*). Ihrer Lage nach halte ich sie für die Kreuzung der Bindearme. Letztere sind, entsprechend dem rudimentären Kleinhirn, oben außerordentlich schwach entwickelt, im Gegensatz zu dem, was man bei den Knochenfischen vorfindet.

III. Rautenhirn (Rhombencephalon His).

Zunächst ist hier die Gestaltung des Kleinhirns zu bemerken. Dasselbe stellt lediglich eine schmale Brücke dorsal vom vierten Ventrikel dar, deren feinerer Bau sich sehr einfach gestaltet. Man unterscheidet einen dorsalen Abschnitt (Fig. 10—12), der aus einem blutgefäßreichen Gewebe besteht, welches an der ventralen Grenze zahlreiche in mehreren unregelmäßigen Reihen angeordnete Ganglienzellen enthält. Ob letztere den Charakter Purkinje'scher Zellen besitzen, vermag ich nach meinen Präparaten nicht zu entscheiden. Den ventralen Abschnitt bildet ein mächtiges Kommissurensystem, welches bereits in der durch die Kreuzung des Trochlearis als Valvula cerebelli gekennzeichneten Gegend auftritt und das Dach des vierten Ventrikels bildet (Fig. 13, 14 *cm*). Beiderseits biegen diese Fasern in bogenförmigem Verlauf als Fibrae arcuatae in den basalen Abschnitt des Rautenhirns um (die sog. Pars commissuralis Stieda's), dessen Peripherie sie in ganz derselben Weise umfassen, wie weiter nach vorn im Bereich des Mittelhirns die Schleifenfasern dieses.

Es handelt sich offenbar um das Homologon eines Theiles der großen Kreuzungskommissur des Kleinhirns höherer Thiere, eine schon von den Fischen an aufwärts konstant vorkommende Bildung, die M. Köppen auch am Kleinhirn des Frosches (15, p. 18 ff.) und der Eidechse (14, p. 502) auffand und beschreibt.

An den nach Wolters gefärbten Schnitten färben sich nicht alle Fasern gleich stark. Der caudale Abschnitt der Kommissur erscheint blass gefärbt, nur ein am meisten ventral gelegenes System, das sich in der Medianebene winkelig kreuzt, ist stärker geschwärzt. Dasselbe biegt, an der Seite des vierten Ventrikels angelangt, hier anscheinend in sagittaler Richtung um, theils scheint es in die hier austretende sensible Trigeminuswurzel überzugehen (Fig. 15). Ich enthalte mich vorläufig naheliegender Vergleichungen mit dem Befund an höheren Thieren.

Mit dem Übergang in den vierten Ventrikel ändert sich das Querschnittsbild des centralen Hohlraums. An Stelle der an einen Nagel mit gewölbtem Kopf erinnernden Figur des Aquaeductus Sylvii (Fig. 8) tritt ein dreistrahliger Spalt, dessen Gestalt ohne weitere Beschreibung an der Fig. 13 und 14 ersichtlich ist.

An dem ventralen Theil des Rautenhirns, der Pars commissuralis (Stieda), unterscheidet man im Querschnittsbilde das Gebiet des centralen Höhlengraus unmittelbar unter dem Ventrikelhohlraum und die Substantia reticularis, die ein Gitterwerk darstellt, dessen Maschen von querdurchschnittenen markhaltigen Fasern ausgefüllt werden (Fig. 15 *s.r*). Dorsal liegt das hintere Längsbündel (*hl*), ventral ziehen bogenförmige Fasern quer durch die Raphe von einer Seite zur anderen, der Schleife angehörig (*lq*). Sie lassen ein ventral und peripher gelegenes Gebiet frei, das ich als Randsaum der Substantia reticularis bezeichnen will. Hier sind die Faserquerschnitte sehr viel feiner als in deren übrigem Gebiete (*rs*).

Über gangliöse Anhäufungen ist Folgendes zu sagen: Beiderseits an der Grenze der grobfaserigen Substantia reticularis liegt der bereits oben erwähnte Kern, der aus kolossalen multipolaren Ganglienzellen zusammengesetzt ist (Fig. 12, 13 *n.m*). Auffallend ist, dass jede Zelle einen doppelten Kernkörper besitzt, deren größerer rund und glatt umrandet ist, während der kleinere eine zackige, sternförmige Gestalt zeigt. — Diese Zellen sind auf Fig. 12 und 13 mit *n.m* bezeichnet, übrigens zu groß dargestellt, während die Fig. 15 sie in relativ richtiger Größe zeigt. Hier hat aber bereits die Anordnung zu je einem lateralen Kern eine Auflösung erfahren, man sieht statt dessen unregelmäßig durch die ganze Substantia reticularis, ausgenommen den Randsaum, vertheilte Zellen, die ventral am dichtesten liegen. Dieses Verhalten bleibt auch weiter caudalwärts, durch die ganze Medulla oblongata bestehen. Nur in der Gegend des Acusticusaustritts sammeln sich eine

Anzahl dieser Zellen wieder zu einer kleinen runden Anhäufung, die aber mehr medial und dorsal liegt als das eben erwähnte Ganglion, und von dem Nervenfaserbündel zur Raphe ziehen (Fig. 18). Endlich findet sich noch eine ansehnliche Ganglienzellengruppe gleicher Art im ventralsten Theil der Raphe und zu beiden Seiten derselben in der Medulla oblongata, caudal von der Eröffnung des Centralkanals in den vierten Ventrikel (Fig. 19). Man darf wohl ohne Weiteres diese kolossalen Ganglienzellen mit den »Einzelzellen« der Substantia reticularis grisea der höheren Wirbelthiere vergleichen und will ich sie mit dem Ausdruck v. Kölliker's als Nucleus magnocellularis diffusus bezeichnen (13, p. 323 u. 325).

Eine zweite Gruppe sehr kleiner rundlicher Ganglienzellen liegt beiderseits dorsal von den periphersten quer durchschnittenen Bündeln, die sich lateral an die hinteren Längsbündel anschließen und wohl der absteigenden Trigeminusbahn angehören (Fig. 13 *n*). Weiter caudal mischen sich ihnen von unten her große multipolare Zellen bei. Ich enthalte mich eines Urtheils über die Bedeutung dieses Kernes, da ich keine Verbindung desselben mit Nervenfasern sicher erkennen konnte. Eine dritte Ganglienzellengruppe beginnt ebenfalls bereits im Bereich des Mittelhirns aufzutreten, um ihre größeste Ausdehnung weiter caudal auf gleicher Höhe mit dem Austritt des N. trigeminus zu erreichen. Sie besteht aus dicht gestellten multipolaren Zellen und zeigt im Querschnitt eine rundliche Gestalt (Fig. 14, 15 *g.V″*). Die Zellen sind bedeutend kleiner als die des oben beschriebenen Nucleus magnicellularis. Dieser Kern liegt basal von den in einem nach unten konkaven Bogen über ihn quer hinwegziehenden Trigeminusfasern, die zum Theil in ihn eindringen und ihn durchsetzen. — Es handelt sich also zweifellos um den sogenannten motorischen Trigeminuskern (noyeau masticateur der Franzosen) (13, p. 284).

Interessant ist nun, dass das Gehirn von Python auch eine Kreuzung der motorischen Quintuswurzel erkennen lässt (13, p. 285). Man sieht nämlich sehr ansehnliche Fasern und Faserbündel die Substantia reticularis ventral von dem hinteren Längsbündel durchsetzen, welche in die motorische Wurzel einbiegen, aber auch in den motorischen Kern zu treten scheinen, während sie medial sich abwärts senken und unter sehr spitzem Winkel in der Raphe kreuzen. Hier erzeugen sie dadurch eine schneppenartige, mit der Spitze ventral gerichtete Figur (15 *d.V*). Nach der Kreuzung scheinen sie, wenigstens zum Theil, in die Schleife einzubiegen.

Die spinale (sensible, aufsteigende) Trigeminuswurzel tritt dorsal von der motorischen aus der Pars commissuralis hervor; ihre Fasern und Bündel werden an Frontalschnitten meist quer oder schräg getroffen. Sie, wie ihr Endkern, die Substantia gelatinosa dorsalis, lassen sich weit nach abwärts längs der Medulla oblongata verfolgen. Auf der Figur 14, 15 und 18 erkennt man deutlich diesen Endkern (*V.as*). Über den Antheil, den aus dem Kleinhirn hinabsteigende Fasern an der sensiblen Wurzel zu haben scheinen, sprach ich mich schon oben aus. Ein Theil derselben dringt aber, nachdem er erst ein zerklüftetes Bündel gebildet hat, das in der dorsalen konkaven Einbiegung der Substantia reticularis gelegen ist, in letztere selbst, sich ausfasernd, ein.

Über den Ursprung und Verlauf der Acusticusfasern habe ich nur Weniges zu sagen. Dieselben entstammen vorwiegend einem Gebiet, welches die dorsale Oberfläche der Medulla oblongata im Bereich des vierten Ventrikels einnimmt (Fig. 17, 18 *ac*). In dem Verlauf des Stammes, unmittelbar nach dessen Austritt aus der Medulla, ist ein Ganglion (Fig. 18 *g.ac*) eingefügt. Ventral von der Austrittsstelle liegt die aufsteigende Trigeminuswurzel (*V.as*). Im Bereich des Acusticus hat sich nunmehr das centrale Höhlengrau zu einer charakteristischen Gestalt entwickelt. Seitwärts von dem dorsalen Theil der Raphe und dem hinteren Längsbündel bildet dasselbe je einen Fortsatz, dem Vorderhorn des Rückenmarks homolog, während ein horizontaler Seitenarm mit kolbenförmiger Anschwellung ventral vom Acusticusaustritt liegt und peripher von der aufsteigenden Trigeminuswurzel umfasst wird. Im Bereich dieser beiden seitlichen Flügel sieht man an Wolters'schen Präparaten ein dichtes Gewirr markhaltiger Fasern, welche, median- und ventralwärts sich sammelnd, in Verbindung mit Fasern des dem Vorderhorn entsprechenden Feldes zur Raphe ziehen und sich in deren Bereich kreuzen. Nach der Kreuzung gehen sie wahrscheinlich in die Längsbündel der Substantia reticularis über. Wir gehen wohl nicht irre, wenn wir diese Fasern als Schleifenkreuzung bezeichnen.

Von Ganglien wäre nur eine Gruppe großzelliger multipolarer Zellen zu erwähnen, die beiderseits von der Raphe inmitten der Substantia reticularis liegt (Fig. 18 *n* ?) und die von einzelnen aus der Raphe stammenden markhaltigen Nervenfasersträngen durchsetzt wird. Letztere ziehen dorsal lateral weiter und genügen meine Schnitte nicht, sie weiter mit Sicherheit zu verfolgen. (Vielleicht Nucleus ambiguus?) — Weiter caudal treten zahlreiche kleinere Ganglienzellen zu beiden Seiten des spaltförmigen vierten Ventrikels zu einem lockeren Kern zusammen, der inmitten des Höhlengraus gelegen ist (Fig. 19 *n.c*). Aus ihm scheinen Fasern hervorzugehen, die nicht dem Acusticus angehören, aber, wie dieser, die Medulla oblongata weiter caudalwärts dorsal vom Felde des aufsteigenden Trigeminus verlassen (Fig. 19 *n.X*) (Glossopharyngeus-Vaguswurzeln). An der Grenze der Randzone und der Substantia reticularis haben sich die großen multipolaren Ganglienzellen, welche überall in letzterer zerstreut vorkamen, zu einem im Frontalschnitt flächenartig ausgebreiteten Kern vereint und nehmen auch den ventralsten Theil der Raphe ein (*n.m*). Der eben erwähnte Kern zu beiden Seiten des vierten Ventrikels ist wohl identisch mit der von Köppen (14, p. 499, Fig. 3) am Eidechsengehirn beschriebenen, im obersten Halsmark gelegenen Zellengruppe (Nucleus centralis Stieda). Auch C. L. Herrick (11, p. 160) scheint ihn beim Alligator gefunden zu haben, wie seine Fig. 3 und sicher Fig. 4 der Taf. XIII erkennen lassen, wo er mit *n.XI* bezeichnet ist. — In der That, es kann sich nur um den vereinigten Glossopharyngeus-Vagus-[Accessorius?]-Kern der höheren Wirbelthiere handeln. Derselbe reicht sehr weit caudalwärts und lässt sich bis ins Halsmark hinein verfolgen.

Ein kleines Bündel querdurchschnittener Nervenfasern liegt zu beiden Seiten des spaltförmigen vierten Ventrikels, unmittelbar ventral von einem ebenfalls quergetroffenen Gefäßlumen. Dasselbe biegt weiter caudalwärts in die Bahn der Glossopharyngeus-Vaguswurzeln um und verschwindet dann. Wahrscheinlich verlässt es mit diesen Wurzeln vereint die Medulla oblongata (Fig. 18 *n.IX?*). — Hier kann man nur die Vermuthung aussprechen, dass dasselbe vielleicht der aufsteigenden Glossopharyngeuswurzel höherer Wirbelthiere entspricht.

Allmählich vollzieht sich die Umgestaltung der Medulla oblongata in das Halsmark, wobei zunächst der Centralkanal noch die Gestalt eines langen schmalen Spaltes behält. Um nicht durch eine Beschreibung unnütz zu ermüden, verweise ich auf die Figuren 20, 21, 22, 23 und begnüge mich mit einer genaueren Besprechung des Querschnittes Fig. 24, der die Verhältnisse bei stärkerer Vergrößerung wiedergiebt. Der Schnitt liegt zwischen Fig. 20 (Schn. 255) und Fig. 21 (Schn. 281) als Schnitt Nr. 270.

Der Centralkanal hat hier bereits die Kreisform angenommen. Er enthält den runden Querschnitt jenes noch räthselhaften Centralfadens, den ich bisher noch bei keinem Gehirn der Wirbelthierreihe vermisst habe, und mit dem man sich bisher dadurch abfindet, dass man ihn für ein fadenförmiges Gerinnsel des Liquor cerebrospinalis ausgiebt, obgleich seine Konstanz, regelmäßige Gestalt und sein Verhalten färbenden Reagentien gegenüber nicht gerade dafür sprechen.

An der grauen Substanz sind Vorder- und Hinterhörner deutlich ausgebildet, zwischen beiden liegt jederseits ein Feld, in dem man Gruppen schräg- und quergetroffener Züge wahrnimmt, die Formatio reticularis (*f.r*). Die Dorsalstränge der weißen Substanz zeigen sich nahe der Medianebene von einer Fortsetzung der Hinterhörner durchsetzt, die sich wie stark reducirte Kerne der Funiculi graciles ausnehmen (*f.gr*). Aus den Dorsalsträngen treten zahlreiche Nervenfasern in die graue Substanz ein, verlaufen ventralwärts zu beiden Seiten des Centralkanals (*Schl.f*) und bilden konvergirend je ein starkes Bündel, welches sich mit dem der anderen Seite im Bereich der vorderen grauen Kommissur kreuzt (*Schl.kr*), um dann in den Ventralsträngen in die longitudinale Richtung umbiegend weiter zu verlaufen. Diese Kreuzung lässt sich sehr weit im ganzen Bereich der Medulla oblongata verfolgen und entspricht offenbar der Schleifenkreuzung höherer Wirbelthiere. — Eine Pyramidenkreuzung habe ich nicht gefunden, doch weist die Schnittserie Lücken auf, so dass sie vielleicht verloren ging. Ferner sieht man dorsal vom Centralkanal bogenförmige, mit der Konkavität dorsal gerichtete markhaltige Fasern von einem Hinterhorn zum anderen ziehen. Wie groß die Ähnlichkeit des Querschnittsbildes der Medulla der Riesenschlange mit dem der höheren Wirbelthiere bezw. des Menschen ist, ergiebt ein Vergleich meiner Figur 23 mit **Kölliker**'s (13, p. 196) Fig. 443 vom menschlichen achtmonatlichen Embryo.

Schließlich habe ich noch eines Befundes zu gedenken, der sich auf die bindegewebigen Hüllen des Rücken- und Halsmarkes der Riesenschlange bezieht. Ich hielt denselben für neu, bis ich mich überzeugte, dass bereits im Jahre 1878 E. **Berger** denselben eingehend beschrieben hat (5, p. 1—4). Es handelt sich nämlich um die ovalen Querschnittsbilder einer strangartigen Verdickung der Pia mater, welche zu beiden Seiten der Medulla in einer seichten Rinne derselben liegt (Fig. 21, 22 und 23 *lg*). **Berger** fand diesen Strang bei Tropidonotus natrix und Coluber Aesculapii, schwächer entwickelt aber auch bei Sauriern und Krokodiliern, rudimentär bei geschwänzten Amphibien (nicht beim Frosch). Er stellte fest, dass er aus fibrillärem Bindegewebe besteht und sich an beide Seitentheile des Hinterhauptbeines befestigt. Seiner Deutung, dass dieses eigenthümliche Band dazu bestimmt ist, das Rückenmark bei den starken Beugungen der Wirbelsäule, wie sie namentlich die Schlangen ausführen, vor lokalen Zerrungen zu schützen, stimme ich durchaus zu.

Ich schließe hiermit meine Mittheilungen, indem ich mit Rücksicht auf die Kargheit des Materials um Nachsicht wegen der Lückenhaftigkeit des Beigebrachten bitte.

Berlin, im Juli 1894.

Litteratur.

1. Auerbach, Die Lobi optici der Knochenfische und die Vierhügel der höher organisirten Gehirne. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIV.
2. Bellonci, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattorii negli artropodi superiori e nei vertebrati. Reale Accademia dei Lincei. CCLXXIX. 1881—1882. Roma.
3. Bellonci, Über die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. 1888.
4. Burckhardt, Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Diese Zeitschr. Bd. LII.
5. E. Berger, Über ein eigenthümliches Rückenmarksband einiger Reptilien und Amphibien. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1878. Februarheft.
6. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 1. Das Vorderhirn. Frankfurt 1888.
7. Edinger, Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane etc. 3. Aufl.
8. G. Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. 1878.
9. C. L. Herrick, Contributions to the comparative morphology of the central nervous system. The Journal of comparative Neurology. I, II, III.
10. C. L. Herrick, The Hippocampus. Ibid. III.
11. C. L. Herrick, Notes upon the brain of the Alligator. Journ. Cincinnati Soc. of natural History. 1890.
12. Hoffmann-Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Bd. II. 2. Abth.
13. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Auflage. 1893. Bd. II, 1. Hälfte.
14. M. Köppen, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Wirbelthiere. Zur Anatomie des Eidechsengehirns. Morphol. Arbeiten, herausgegeb. von Schwalbe. Bd. I, 3. Heft.
15. M. Köppen, Zur Anatomie des Froschgehirns. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. 1888.
16. v. Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1. Heft. 1893.
17. Lussana, Il cervello del Boa. Atti del reale Istituto veneto. Tom I. Ser. 6. 1882—1883.
18. Mallory, Phospho-molybdic Acid-Haematoxylin. Anat. Anz. Bd. VI.
19. Mayser, Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI.
20. A. Meyer (Chicago), Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Diese Zeitschr. Bd. LV.
21. Milne Edwards, Physiologie et anatomie comparée. XI.
22. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. 1. Aufl.
23. Henry F. Osborn, The Origin of the Corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata. I. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XII. p. 223 und II. Ibid. p. 531.

24. Osborn, Preliminary Observations upon the brain of Menopoma and Rana. 1884.
25. Osborn, A contribution to the internal Structure of the Amphibian brain. The Journal of Morphology. II. 1888.
26. Owen, Comparative anatomy and physiology of Vertebrates. I.
27. Rabl-Rückhard, Das Centralnervensystem des Alligators. Diese Zeitschr. Bd. XXX. p. 336.
28. Rabl-Rückhard, Über das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien. Zool. Anz. IV. Jahrg. 1881. p. 281.
29. V. Rohon, Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. 1877.
30. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere. Diese Zeitschrift. Bd. XX.
31. Stieda, Über den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Diese Zeitschr. Bd. XXV. p. 361.
32. Swan, Illustrations of the comparative Anatomy of the nervous system.
33. Wilder, The higher ganglia of the mid- and hindbrain. Sep.-Abdr.
34. Wolters, Drei neue Methoden etc. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. VII. 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Fig. 1. Gehirn von Python molurus in Aufsicht. Vergr. 1 : 1,3. *tr.ol*, Tractus olfactorii; *h*, Hemisphärenhirn; *m*, Mittelhirn; *c*, Cerebellum; *m.V*, Nervus trigeminus; *ac*, Acusticus; *t*, Taenia ventriculi IV.

Fig. 2—24. Querschnitte verschiedener Hirnregionen, sämmtlich, mit Ausnahme von Fig. 9, 10, 15, 16, 24, die 14mal vergrößert, 6mal linear vergrößert.

Fig. 2. Rhinencephalon. *r*, Rhinocoele; *f.o*, Fossa olfactoria mit Glomeruli.

Fig. 3. Gegend der Lamina terminalis. *c.c*, Corpus callosum (Commissura pallii anterior mihi); *c.a′*, Commissura anterior (Pars olfactoria); *a.w*, Ammonswulst; *g*, Ganglienzellenschicht des Pallium. Schnitt 33.

Fig. 4. Dieselbe Gegend. *c.a*, Commissura anterior (Pars temporalis). Schnitt 35.

Fig. 5. Gegend des Foramen Monroi. *v.l*, Ventriculus lateralis; *v.t*, Ventriculus tertius; *pc*, Pedunculi cerebri; *tr.o*, Tractus opticus. Schnitt 40.

Fig. 6. Gegend des Ganglion habenulae. *c.s*, Commissura superior; *g.h*, Ganglion habenulae; *gl.p*, Glandula pinealis (Stiel). Schnitt 57.

Fig. 7. Gegend der Commissura posterior (*c.p*). *ep*, Ependymwucherung; *i*, Infundibulum; *tr.o*, Tractus opticus. Schnitt 68.

Fig. 8. Vorderer Vierhügel. *g.V′*, Ganglion Nervi trigemini descendentis (Vierhügeldachkern); *d.V*, Nervus trigeminus descendens; *h.lb*, hinteres Längsbündel; *n.III*, Nervus oculomotorius. Schnitt 80.

Fig. 9. Dessgleichen, stärker vergrößert. Dieselben Bezeichnungen. *aq*, Aquaeductus Sylvii; *gf*, Gefäßquerschnitt; *lq*, Schleife (Laqueus); *Oc.f*, Oculomotoriusfeld.

Fig. 10. Dessgleichen, Schnitt weiter caudal gelegen. *d*, fontainenartige Haubenkreuzung (?); *c.lq*, Forel'sche Haubenkommissur; *g.i*, Ganglion interpedunculare. Schnitt 89.

Fig. 11. Hinterer Vierhügel. *gm*, Ganglion desselben; *trl*, Nervus trochlearis. Schnitt 103.

Fig. 12. Derselbe, dicht vor der Valvula cerebelli. *br.c*, Kreuzung der Brachia conjunctiva (?); *n.m*, Nucleus magnus. Schnitt 115.

Fig. 13. Gegend des Trochlearisaustritts. *c.m*, Commissura magna cerebelli; *n*, kleinzelliger Nervenkern. Schnitt 125.

Fig. 14. Gegend des Trigeminusaustritts. *g.V''*, motorische Trigeminuswurzel; *V.as*, aufsteigende Trigeminuswurzel; *G.g*, Ganglion Gasseri. Schnitt 147.

Fig. 15. Dessgleichen, stärker vergrößert. *dec.V*, Decussatio trigemini; *s.r*, Substantia reticularis; *rs*, Randsaum; *V.s*, sensible Trigeminuswurzel; *lq*, Laqueus; *n.m.d*, Zellen des Nucleus magnocellularis diffusus (Kölliker).

Fig. 16. Medulla oblongata. *cb*, Cerebellum; *v.q*, Ventriculus IV. Schnitt 169.

Fig. 17. Acusticusaustritt. *t*, Taenia ventriculi IV; *ac*, Nervus acusticus. Schnitt 176.

Fig. 18. Dessgleichen. *ac.f*, Acusticusfeld; *n.IX?*, quergetroffenes isolirtes Nervenbündel (Glossopharyngeus descendens?), darüber Gefäßquerschnitte; *V.as*, aufsteigende Trigeminuswurzel; *g.ac*, peripheres Acusticusganglion; *n?*, großzellige Gangliengruppe. Schnitt 184.

Fig. 19. Medulla oblongata. Vagusaustritt. *n.X*, Nervus glossopharyngeus-vagus; *n.c*, Nucleus centralis (Stieda), Kern des N. X; *n.m*, Nucleus magnus; *gf*, Gefäß. Schnitt 212.

Fig. 20. Vorderes Halsmark. Schnitt 255.

Fig. 21. Hinteres Halsmark. *lg*, Ligamentum. Schnitt 281.

Fig. 22. Dessgleichen. Schnitt 301.

Fig. 23. Rückenmark.

Fig. 24. Dessgleichen, stärker vergrößert. *f.gr*, Funiculus gracilis; *schl.f*, Schleifenfasern; *schl.kr*, Schleifenkreuzung; *f.r*, Formatio reticularis.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

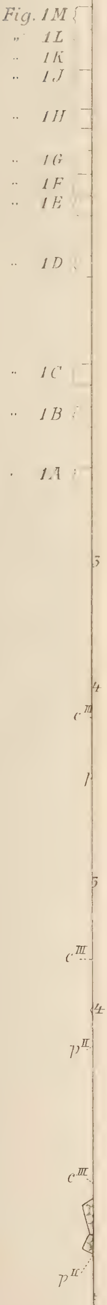
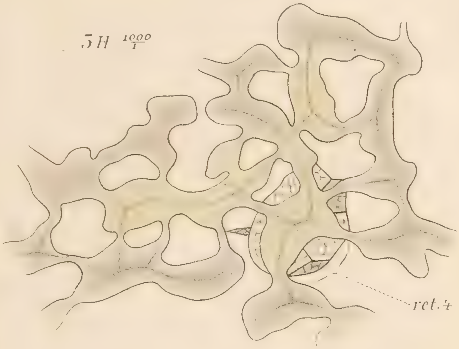
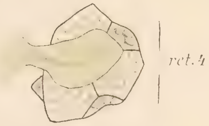


Fig. 1M
" 1L
" 1K
" 1J
" 1H
" 1G
" 1F
" 1E
" 1D
" 1C
" 1B
" 1A
3
4
c^III
p
5
c^III
4
p^II
c^III
p^II

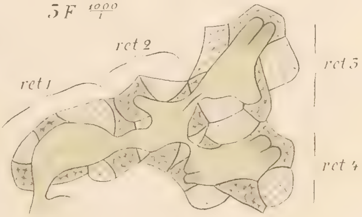
3H $\frac{1000}{1}$



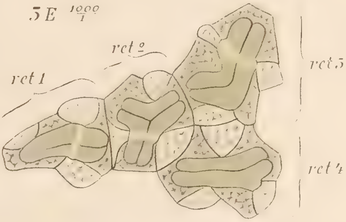
3G $\frac{1000}{1}$



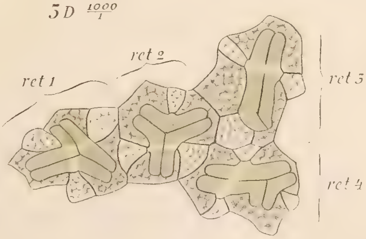
3F $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

3E $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

3D $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

[illegible] del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.

1 $\frac{590}{1}$

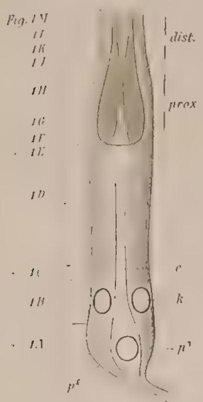
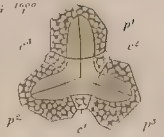
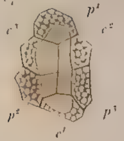


Fig. 1M
1L
1K
1J
1H
1G
1F
1E
1D
1C
1B
1A
dist.
prox
c
k
p^1
p^2

1G $\frac{1600}{1}$


p^1
c^3
c^2
p^2
c^1
p^3

1M $\frac{1600}{1}$


p^1
c^3
c^2
p^2
p^3
c^1

5 $\frac{800}{1}$

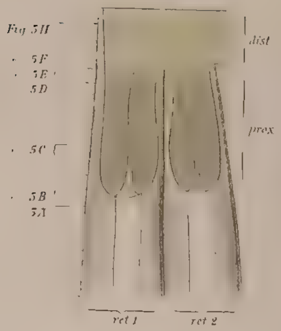
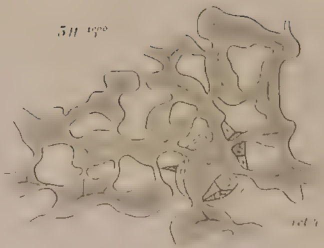
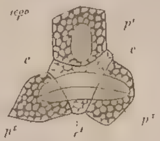


Fig. 5H
5F
5E
5D
5C
5B
5A
dist
prox
ret 1
ret 2

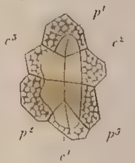
5H $\frac{1000}{1}$



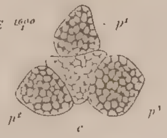
1F $\frac{1600}{1}$


p^1
c
c
p^2
c^1
p^3

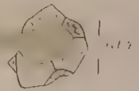
1L $\frac{1600}{1}$


p^1
c^3
c^2
p^2
p^3
c^1

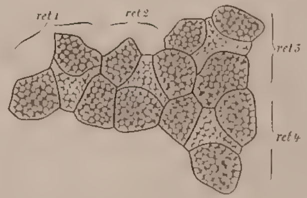
1E $\frac{1600}{1}$



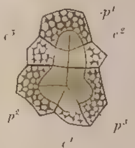
5G $\frac{1000}{1}$



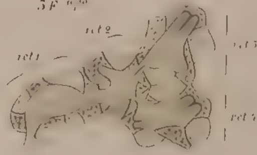
5A $\frac{1000}{1}$


ret 1
ret 2
ret 3
ret 4

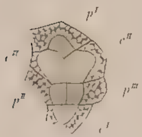
1K $\frac{1600}{1}$


p^1
c^3
c^2
p^2
p^3
c^1

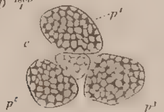
5F $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

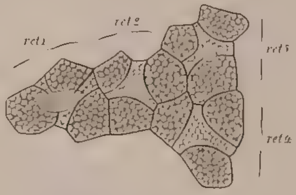
2 $\frac{1600}{1}$


p^I
c^{II}
c^{II}
p^{II}
p^{III}
c^I

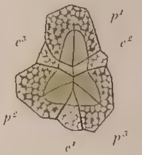
1D $\frac{1600}{1}$



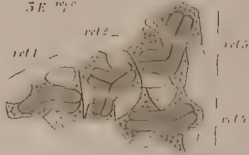
5B $\frac{1000}{1}$


ret 1
ret 2
ret 3
ret 4

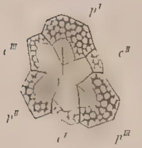
1J $\frac{1600}{1}$


p^1
c^3
c^2
p^2
p^3
c^1

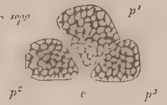
5E $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

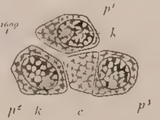
3 $\frac{1600}{1}$


p^I
c^{III}
c^{II}
p^{II}
c^I
p^{III}

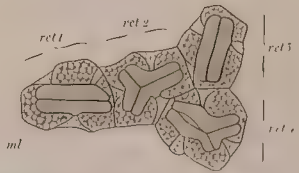
1C $\frac{1600}{1}$



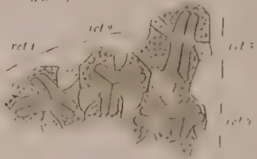
1B $\frac{1600}{1}$



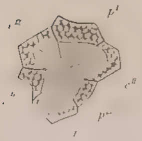
5C $\frac{1000}{1}$


ret 1
ret 2
ret 3
ret 4
ml

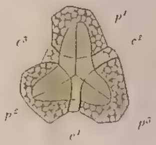
5D $\frac{1000}{1}$


ret 2
ret 1
ret 3
ret 4

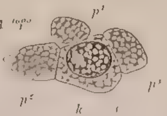
4 $\frac{1600}{1}$

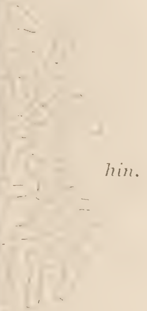

p^I
c^{II}
c^{II}
p^{II}
c^I

1H $\frac{1600}{1}$

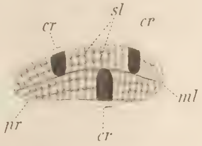

p^1
c^3
c^2
p^2
c^1
p^3

1A $\frac{1600}{1}$

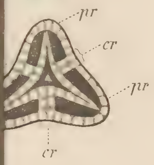




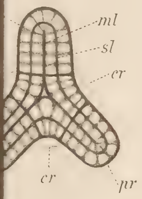
17. $\frac{1600}{1}$


cr
sl
cr
ml
pr
cr

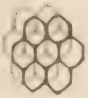
18. $\frac{1600}{1}$



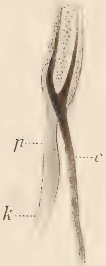
19. $\frac{1600}{1}$


ml
sl
cr
cr
pr

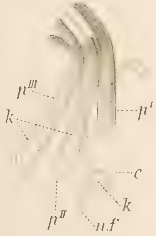
20.



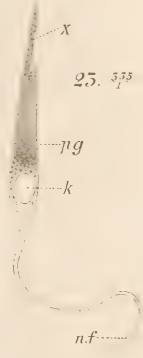
21 $\frac{330}{1}$



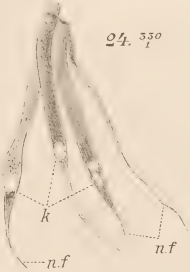
22. $\frac{330}{1}$


p^III
k
p^I
c
k
p^II
n.f

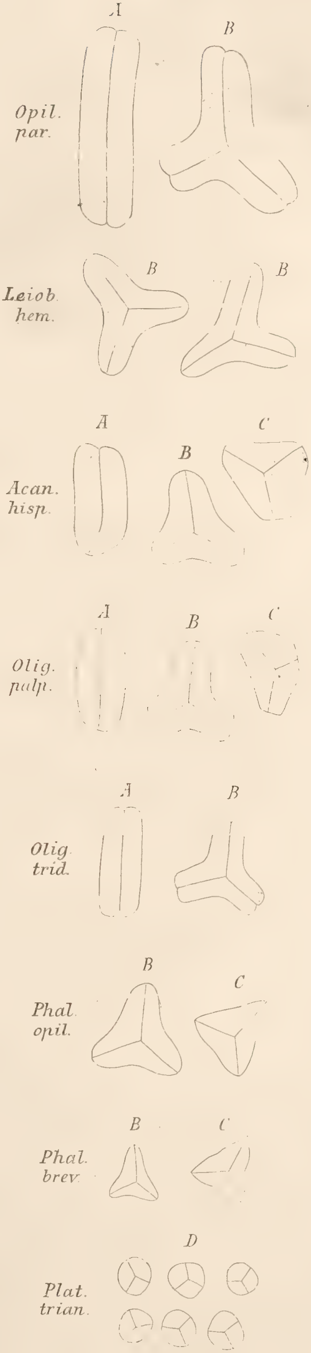
23. $\frac{335}{1}$



24. $\frac{330}{1}$



25. $\frac{1400}{1}$


A
B
Opil.
par.
B
B
Leiob.
hem.
A
B
C
Acan.
hisp.
A
B
C
Olig.
palp.
A
B
Olig.
trid.
B
C
Phal.
opil.
B
C
Phal.
brev.
D
Plat.
trian.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

6

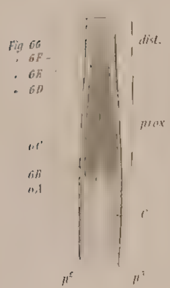
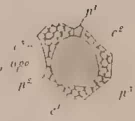
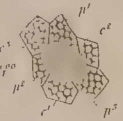


Fig 6G
6F
6E
6D
dist.
prox
6B
6A
c
p²
p³

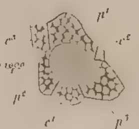
6G


p¹
c²
c³
p²
p³
c¹

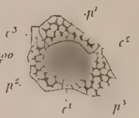
6F''


p¹
c²
c³
p²
p³
c¹

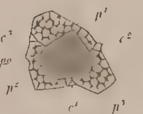
6F'


p¹
c³
c²
p²
p³
c¹

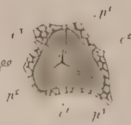
6E


p¹
c³
c²
p²
p³
c¹

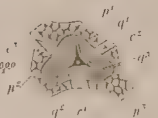
6D


p¹
c³
c²
p²
p³
c¹

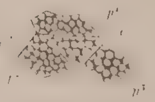
6C


p¹
c¹
c²
p²
p³
c¹

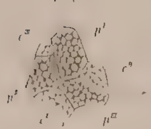
6B


p¹
q¹
c²
q³
p²
q²
c¹
p³

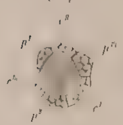
6A



7

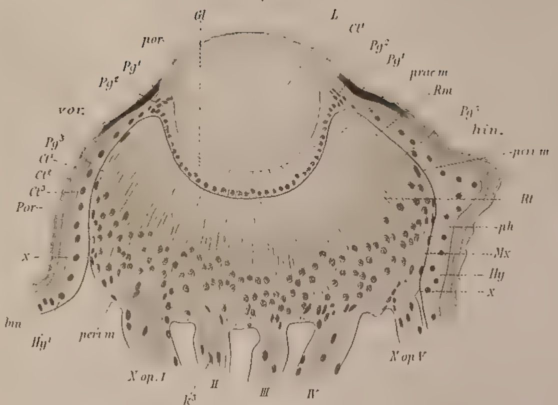

c³
p¹
c²
p²
c¹
p³

8

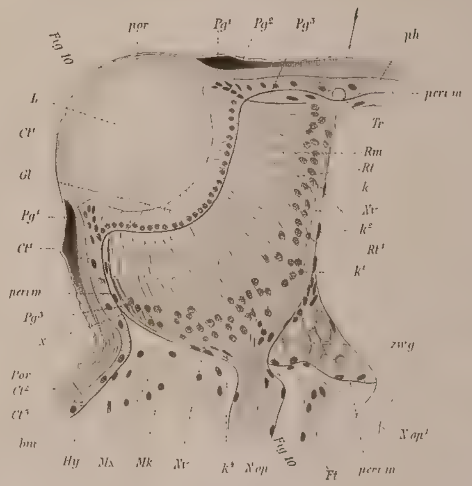


9

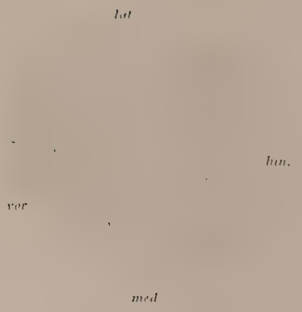
10


Gl
L
Cl¹
por.
Pg¹
Pg²
Pg²
Pg¹
praem
Rm
Pg³
hin.
vor.
Pg³
Cl¹
Cl²
Cl³
Por
perim
Rt
ph
Mx
Hy
X
bm
Hy¹
perim
X op. I
k³
II
III
IV
X op V

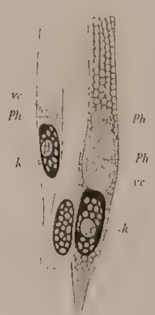
11.


por
Pg¹
Pg²
Pg³
ph
Fig 10
L
Cl¹
Gl
Pg¹
Cl¹
perim
Pg³
X
Por
Cl²
Cl³
bm
perim
Tr
Rm
Rt
k
Nv
k²
Rt¹
k¹
zwg
Hy
Mx
Mk
Nv
k⁴
X op
Fig 10
Ft
perim
X op¹

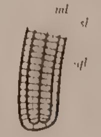
12


lat
hin.
ver
med

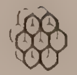
15


vc
Ph
k
Ph
Ph
vc
k

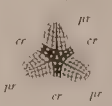
13



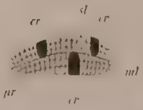
20



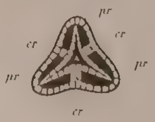
16.


pr
cr
cr
pr
cr
pr

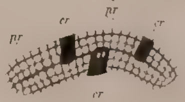
17


cr
sl
cr
ml
pr
cr

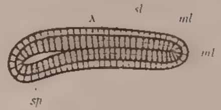
18


pr
cr
cr
pr
pr
cr

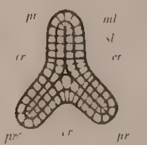
14B


pr
cr
pr
cr
cr

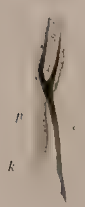
14A



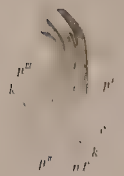
19


pr
ml
sl
cr
cr
pr
cr
pr

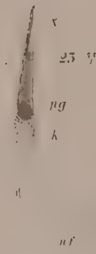
21



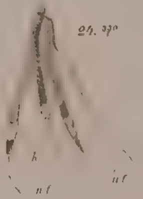
22



23



24.



25

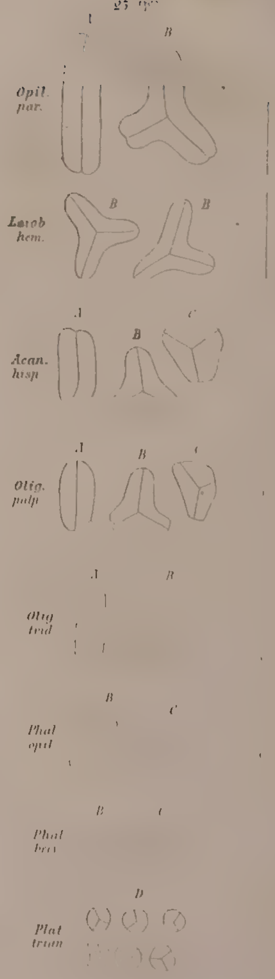
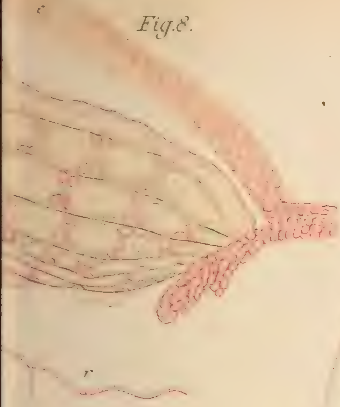

A
B
Opil. par.
B
B
Leiob hem.
A
B
C
Acan. hisp
A
B
C
Olig. palp
A
B
Olig trid
B
C
Phal opil
B
C
Phal brev
D
Plat trian

Fig. 8.



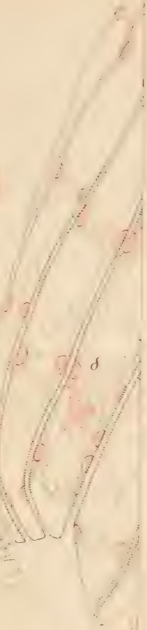


Fig. 9.

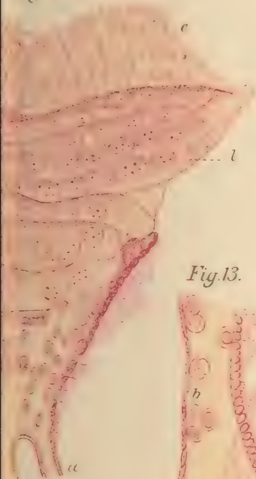
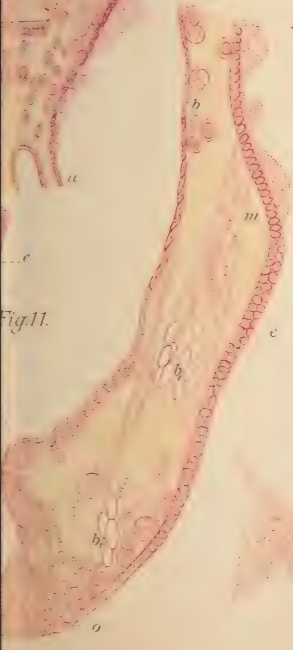


Fig. 11.

Fig. 13.



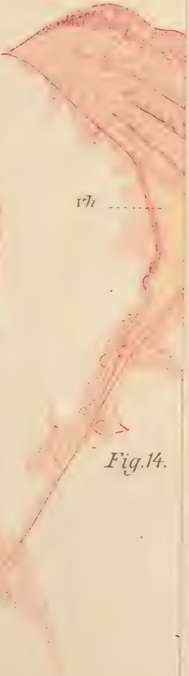


Fig. 14.

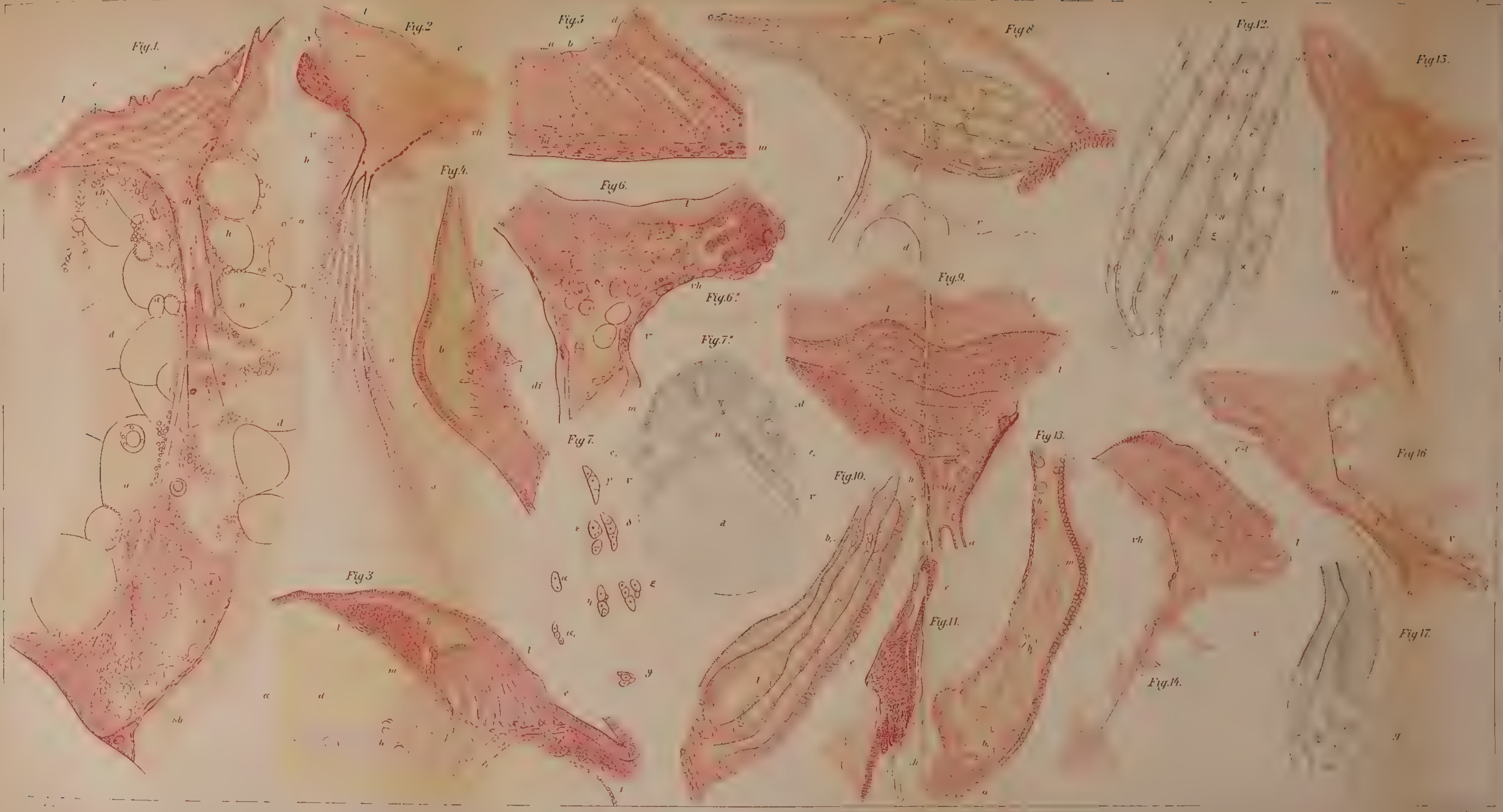


Fig. 1.
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 5
Fig. 6.
Fig. 6a
Fig. 7.
Fig. 7a
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
vh
di
m
l
r
d
a
b
c
h
e
sb

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Fig. 1.

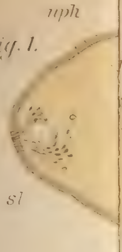


Fig. 10.

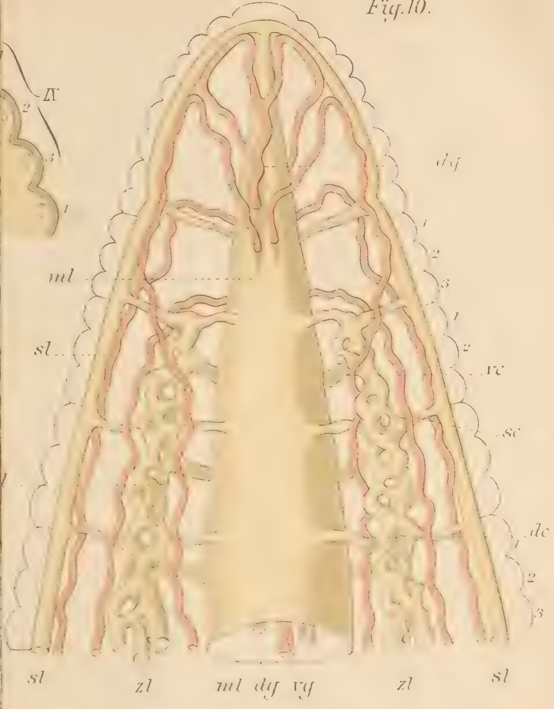

IX
2
3
1
dg
1
2
3
ml
1
2
rc
sl
sc
dc
1
2
3
sl
zl
ml
dg
vg
zl
sl

Fig. 2.

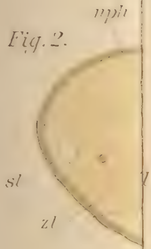


Fig. 3.

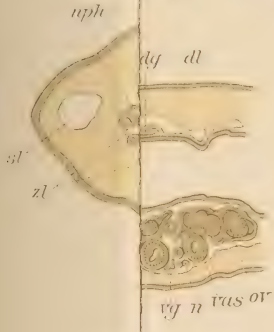

nph
dg
dl
sl'
zl'
vg
n
vas
ov

Fig. 12.

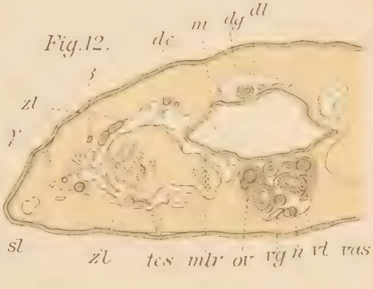
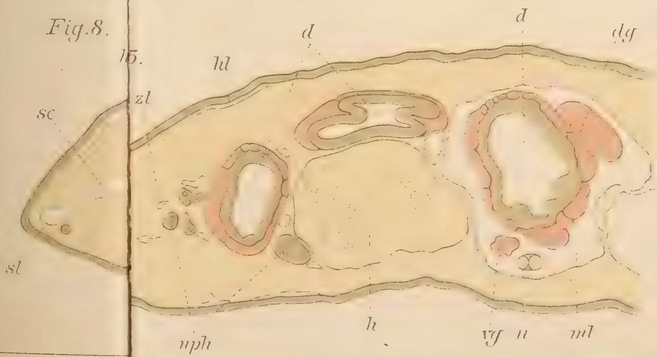

dc
m
dg
dl
3
zl
γ
sl
zl
tes
mlr
ov
vg
n
vl
vas

Fig. 8.


15.
sc
hl
d
d
dg
zl
sl
h
nph
vg
n
ml

Lith. [illegible]

Fig. 1

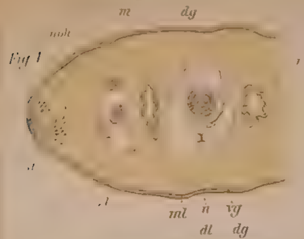

m
dg
mh
sl
zl
ml
n
vg
dl
dg

Fig. 2.

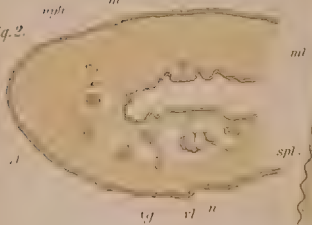

nph
m
ml
sl
zl
spl.
vg
vl
n

Fig. 4

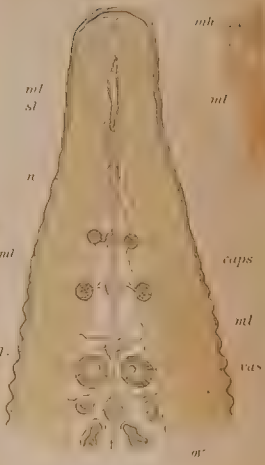

ml
sl
n
caps
ml
vas
ov

Fig. 6

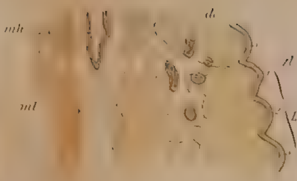


Fig. 7.

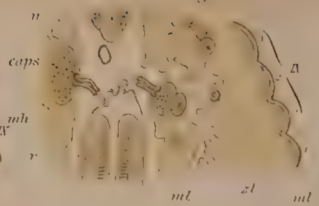

n
caps
mh
r
IV
ml
zl
ml

Fig. 10

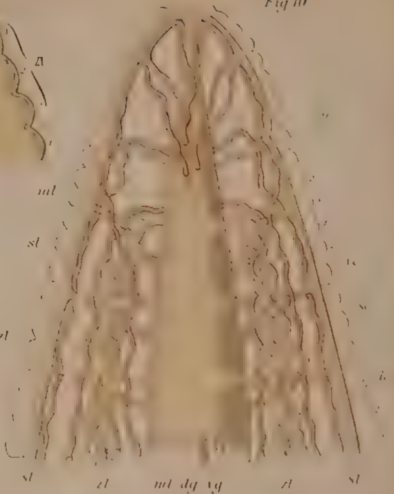

sl
zl
sl
zl
ml
dg
vg
zl
sl

Fig. 13

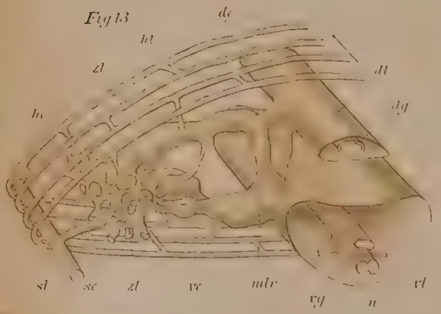

dc
hl
zl
dl
dg
h
sl
sc
zl
vc
mlr
vg
n
vl

Fig. 3.

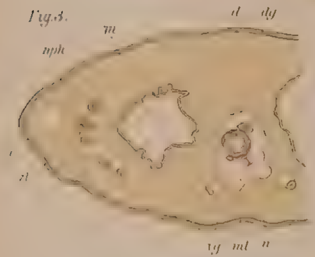

m
nph
d
dg
zl
vg
ml
n

Fig. 5.

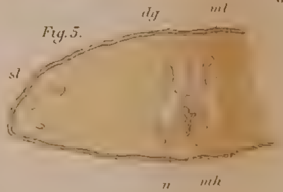


Fig. 9.

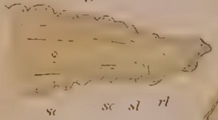


Fig. 11.

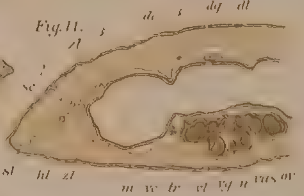

d
dg
dl
zl
sc
sl
hl
zl
m
vc
br
vl
vg
n
vas
ov

Fig. 12

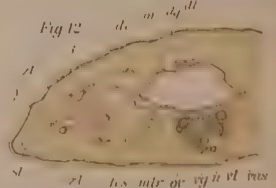

d
m
dg
dl
zl
sl
zl
tes
mlr
ov
vg
n
vl
vas

Fig. 8

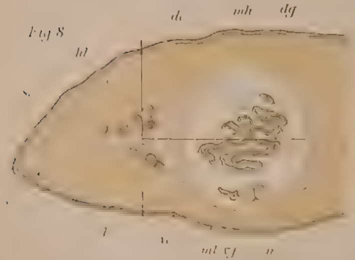

d
mh
dg
hl
ml
vg
n

Fig. 14

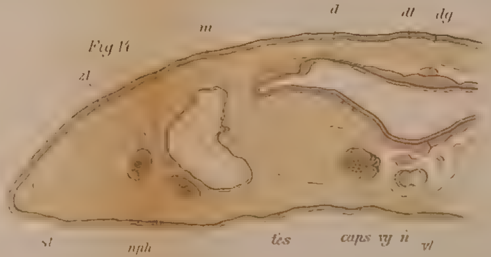
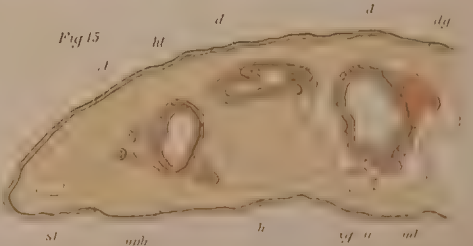

m
d
dl
dg
zl
sl
nph
tes
caps
vg
n
vl

Fig. 15


d
hl
d
dg
sl
nph
h
vg
n
ml

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Fig. 16.

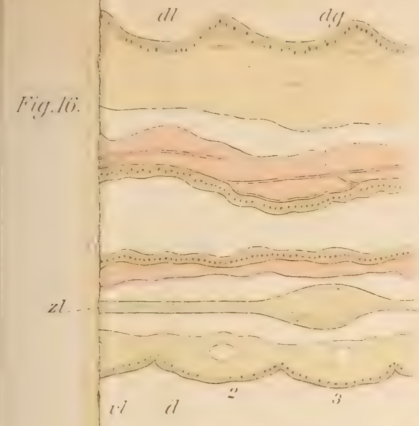

dl
dg
zl
rl
d
2
3

Fig. 26.

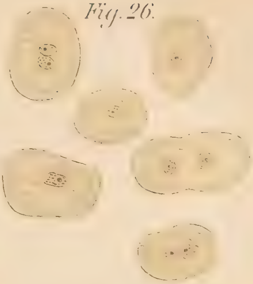


Fig. 27.

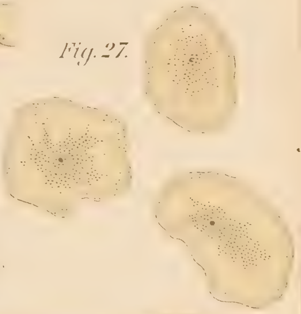


Fig. 29.

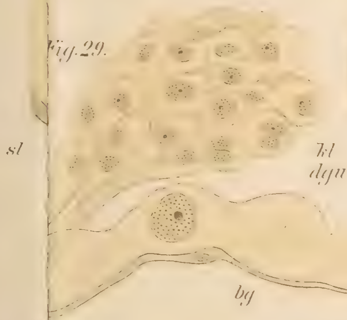


Fig. 17.

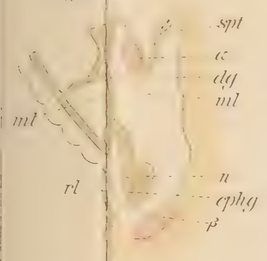

spt
α
dg
ml
ml
rl
n
cphg
β

Fig. 31.

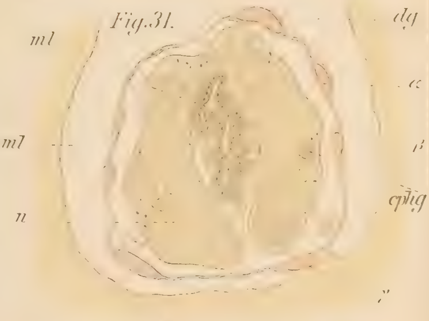

ml
ml
n
dg
α
β
cphg
γ

Fig. 33.

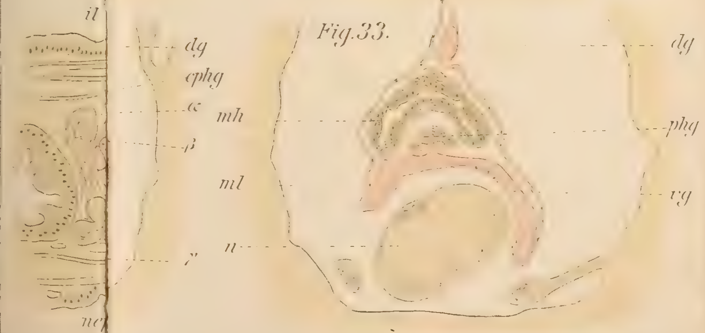

il
dg
cphg
α
β
γ
mh
ml
n
dg
phg
vg
nc

Fig. 16

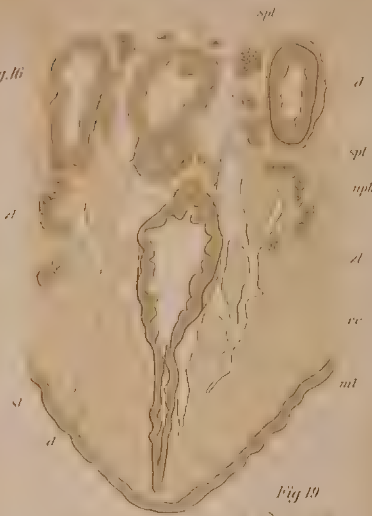

spl
d
spl
nph
zl
zl
rc
ml
sl
d

Fig. 20

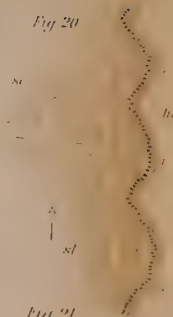


Fig. 21

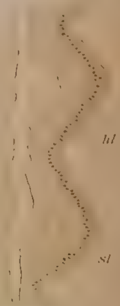


Fig. 19

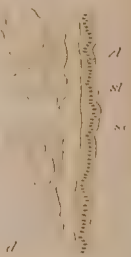


Fig. 17

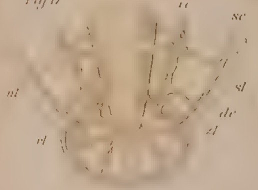

sc
nl
sl
dc
zl
rl

Fig. 18

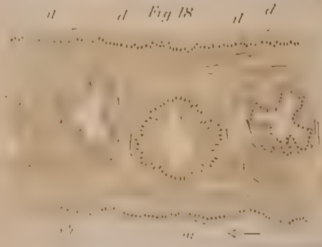


Fig. 22

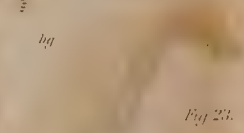


Fig. 23

Fig. 24

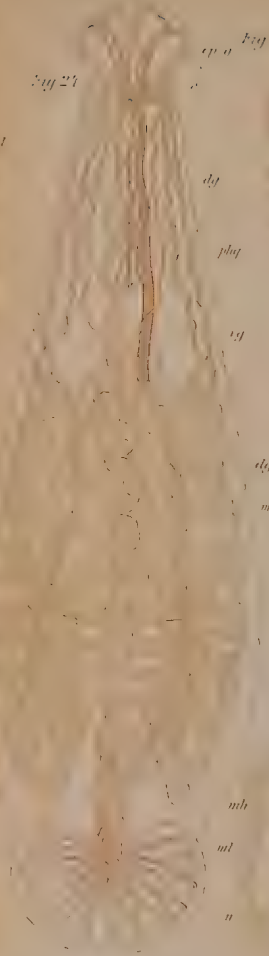

cp n
dg
phg
dg
m
mh
ml
n

Fig. 25

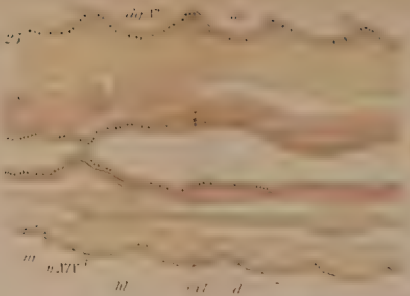


Fig. 27

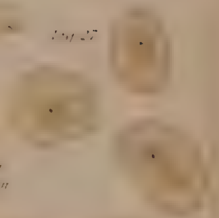


Fig. 28

Fig. 29

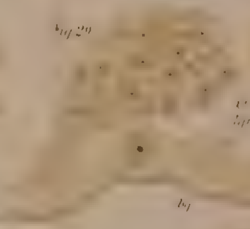


Fig. 30

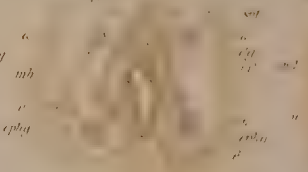


Fig. 31

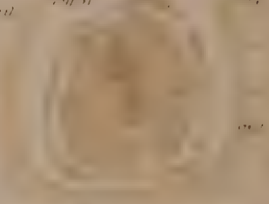


Fig. 32

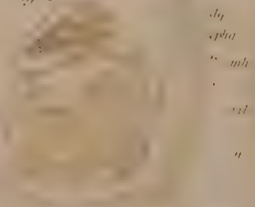
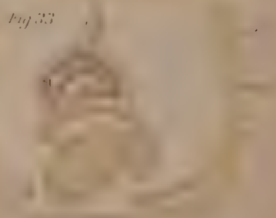

dg
cphg
mh
rd
n

Fig. 33



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

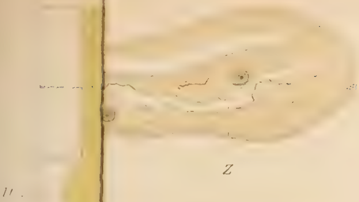


Fig. 58.

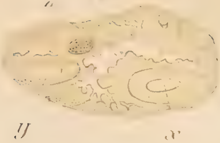


Fig. 59.

Fig. 54.

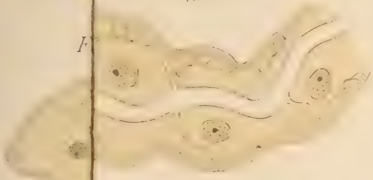
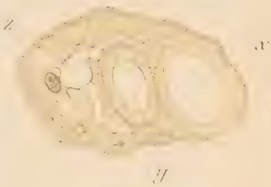


Fig. 60.



55.

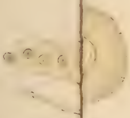


Fig. 56.

Fig. 61.

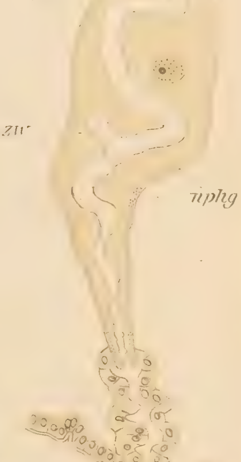
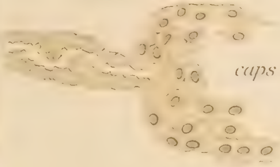
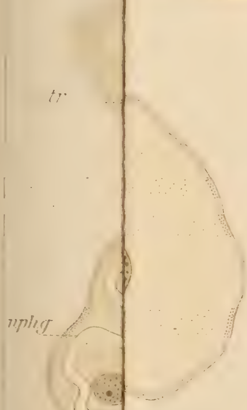


Fig. 57.





53.

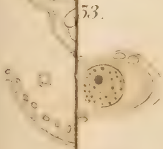


Fig. 62.

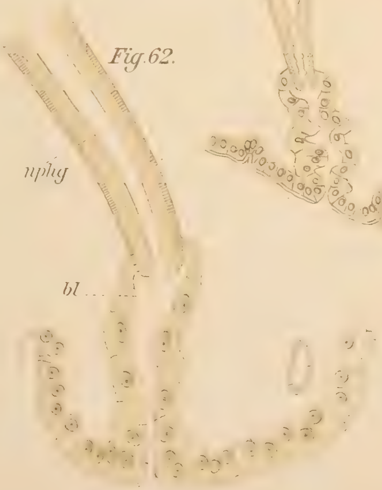


Fig. 34.

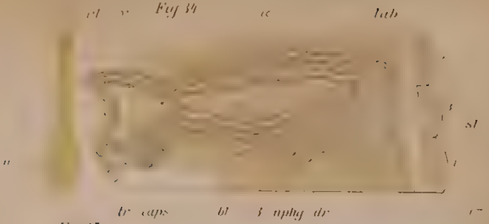

rl
v
a
lab
st
tr
caps
bl
nphg
dr

Fig. 38.

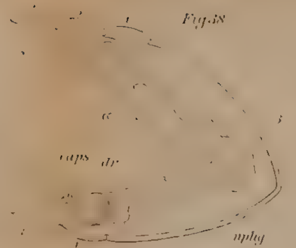

a
caps
dr
nphg

Fig. 48.

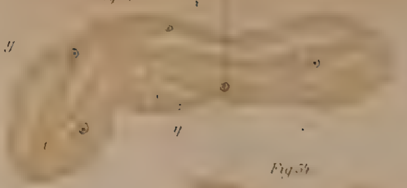


Fig. 58.

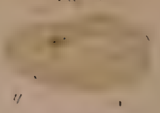


Fig. 59.

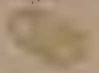


Fig. 35.

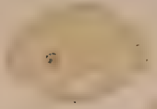


Fig. 36.

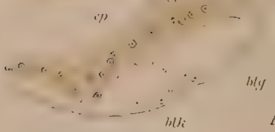


Fig. 37.

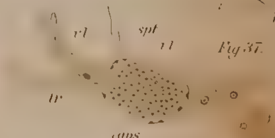

rl
spt
tr
caps

Fig. 44.

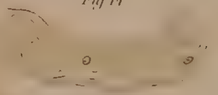


Fig. 49.

Fig. 54.

Fig. 60.

Fig. 42.

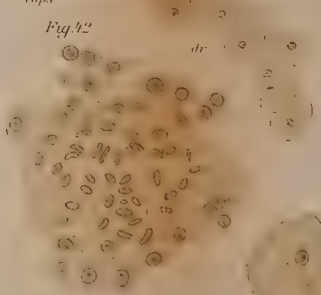


Fig. 45.

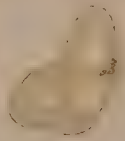


Fig. 50.

Fig. 55.

Fig. 56.

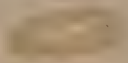


Fig. 51.

Fig. 57.

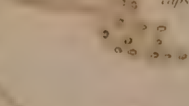


Fig. 39.

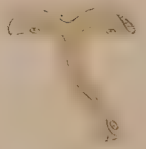


Fig. 40.

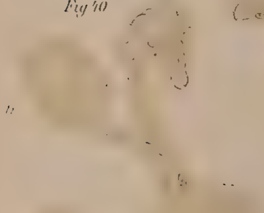


Fig. 41.

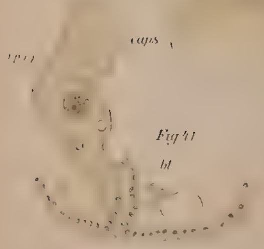


Fig. 43.

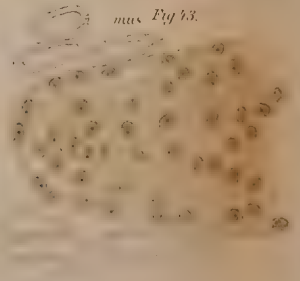


Fig. 46.

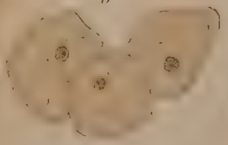


Fig. 47.

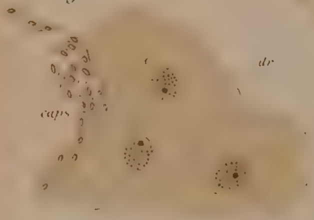


Fig. 52.

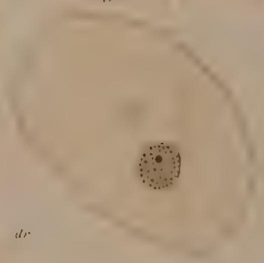
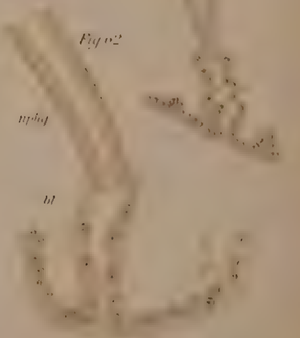
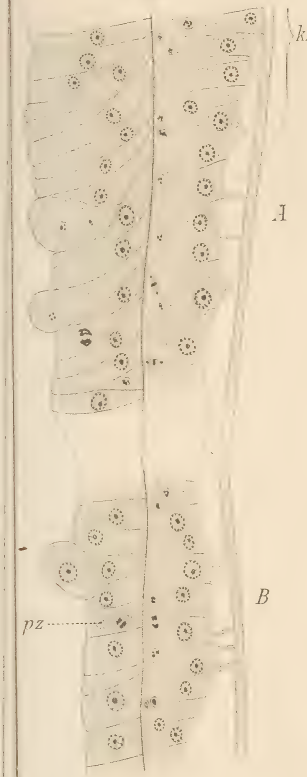


Fig. 53.

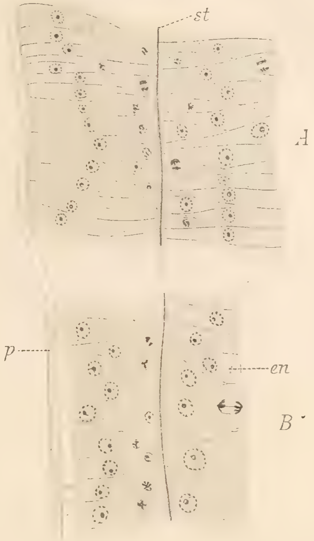
Fig. 61. Fig. 62.


nphg
nphg
bl

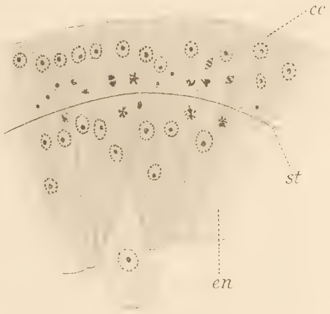
11.



14.

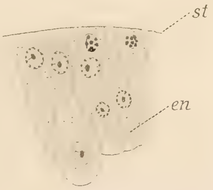


16.

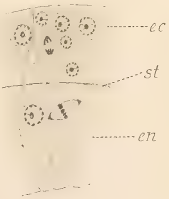


5.

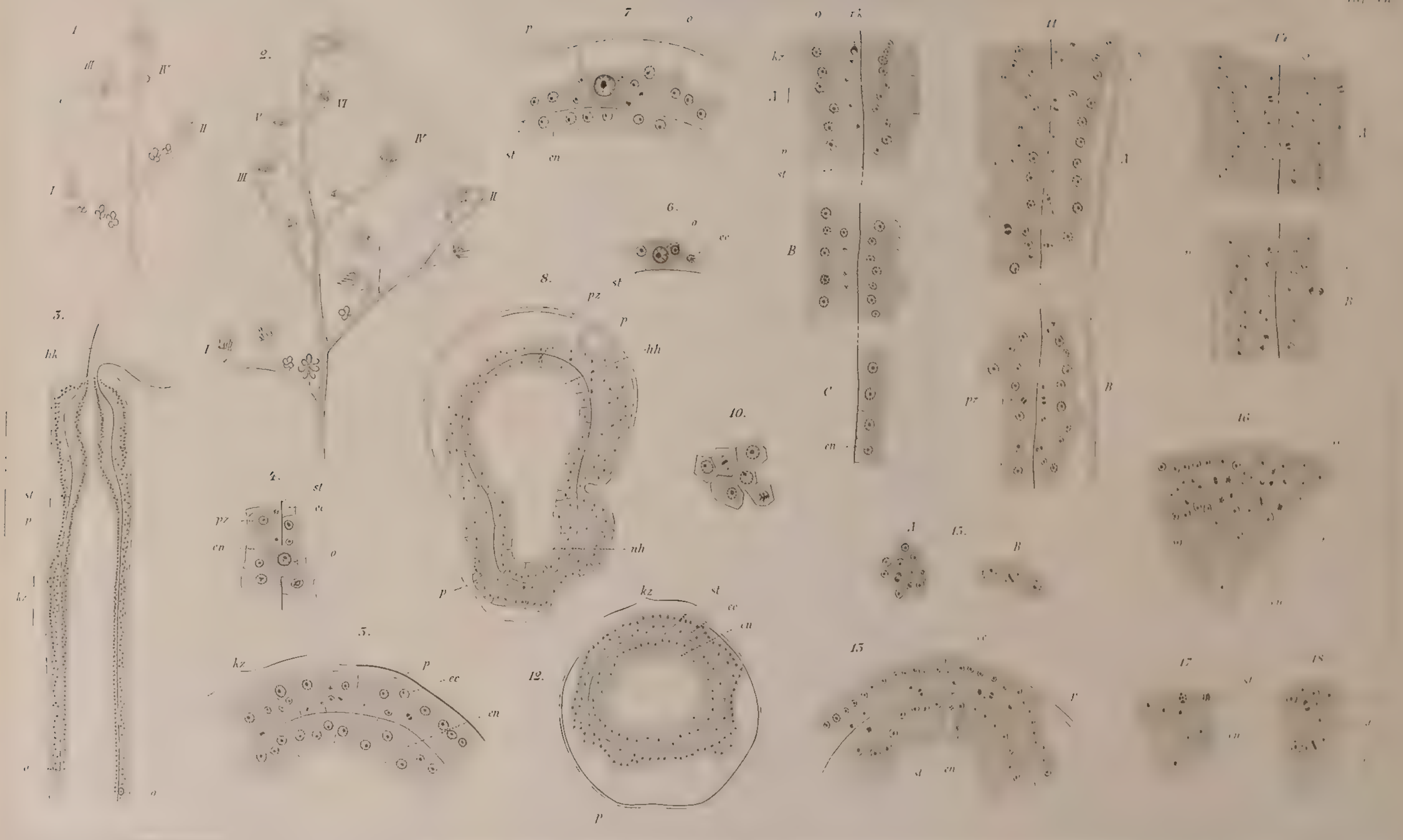
17.

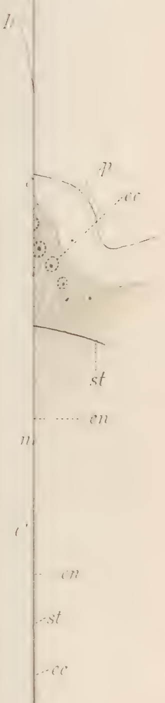


18.

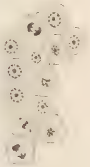


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

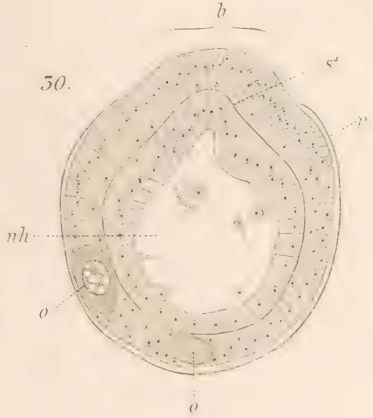

1.
I
II
III
IV
2.
I
II
III
IV
V
VI
3.
hk
st
p
kz
o
4.
st
ec
pz
en
o
5.
kz
p
ec
en
6.
o
ec
st
7.
p
o
st
en
8.
pz
p
hh
nh
p
9.
kz
A
B
C
st
en
10.
11.
A
B
pz
12.
kz
st
ec
en
p
13.
st
en
14.
A
B
15.
16.
17.
18.


l
p
ec
st
en
m
c
en
st
ec

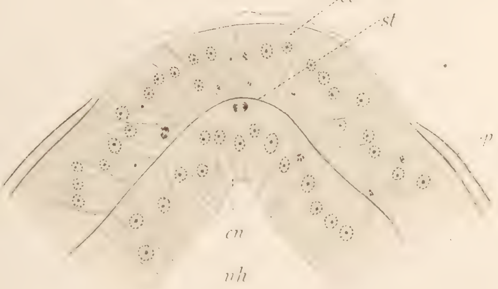
29.



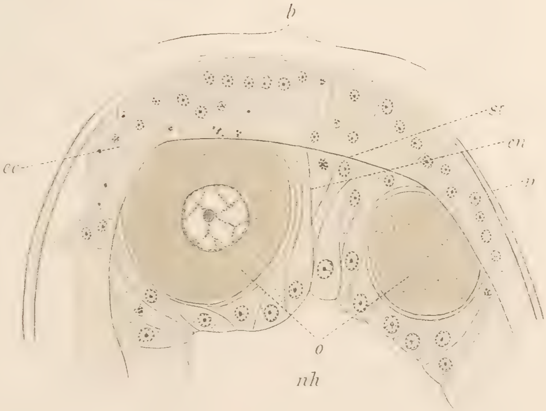
30.



31.

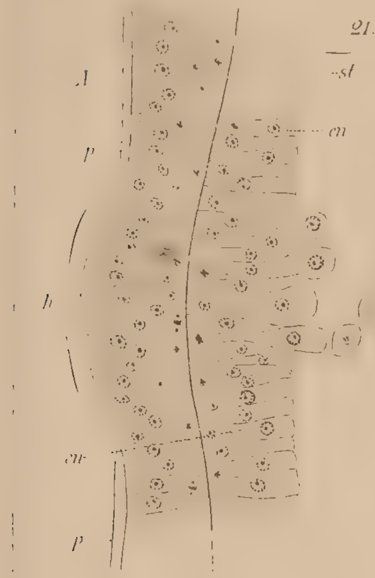


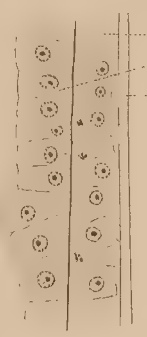
32.

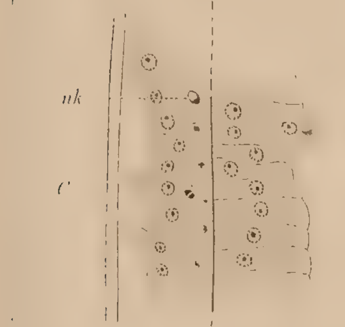

b
st
en
m
ec
o
nh

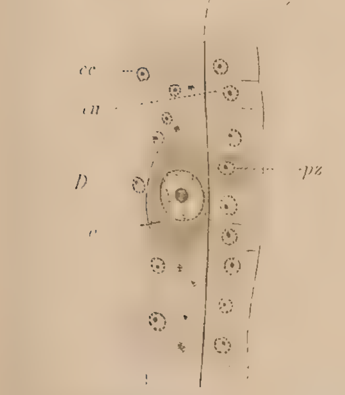
[illegible]

21.

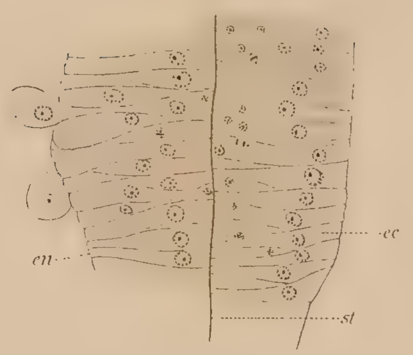

A
st
en
p
h
ev
p



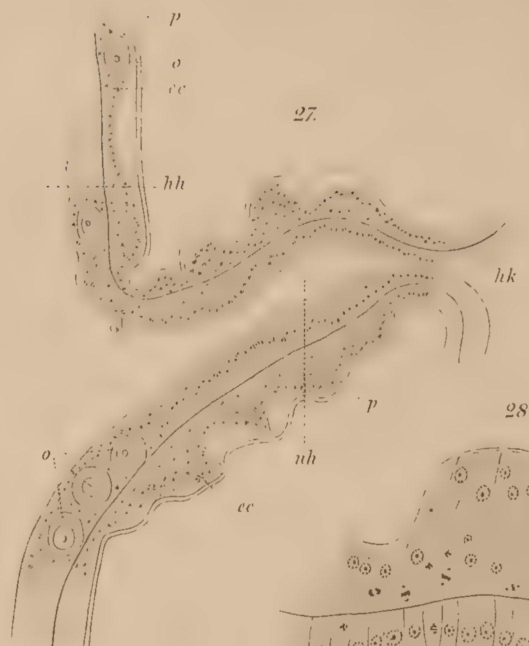




20.

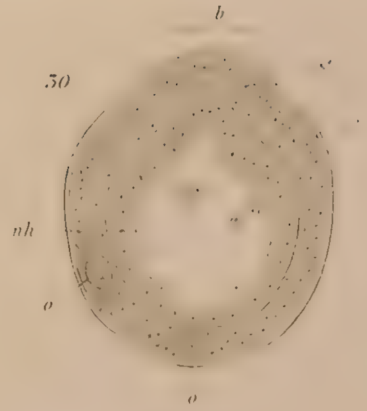


27.

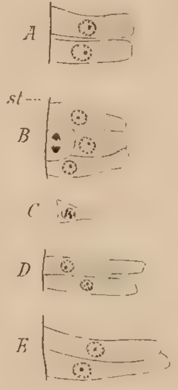

p
o
ec
hh
hk
p
nh
o
ec

29.

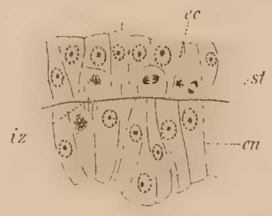
30.



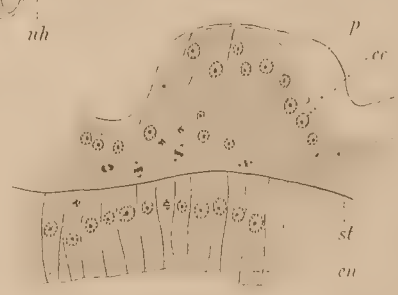
23.



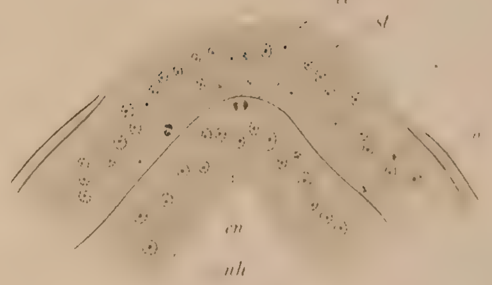
19.



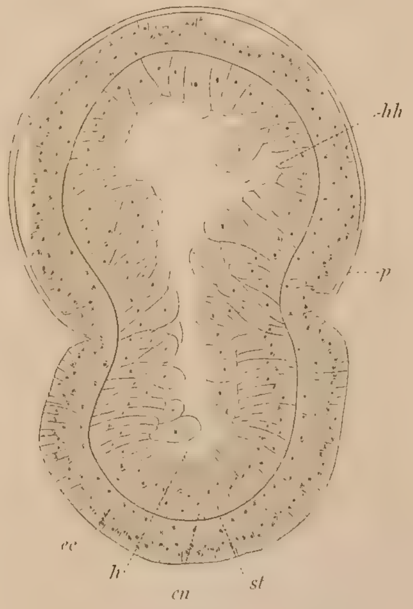
28.



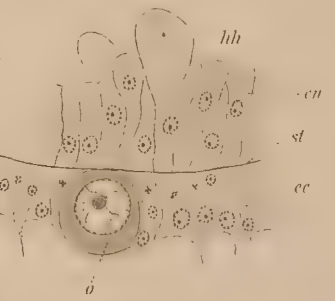
31.



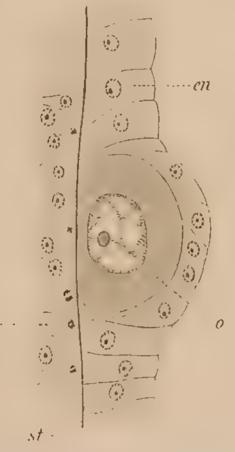
24.


hh
p
ec
h
en
st

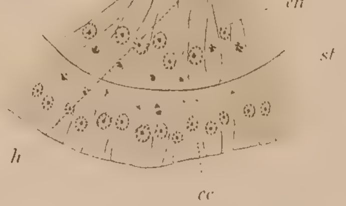
26.



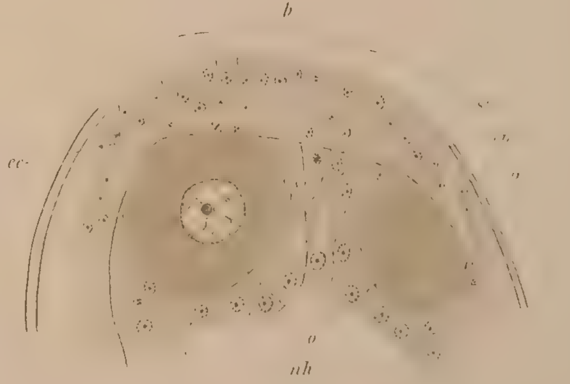
22.



25.



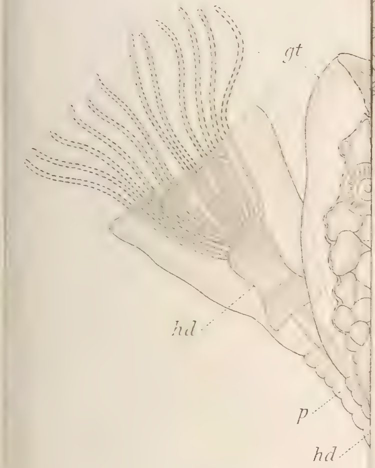
32.



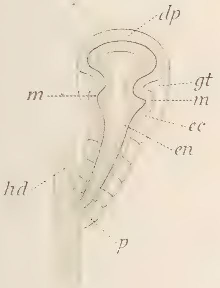
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ⁰/M.

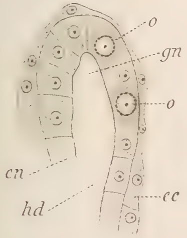
33.



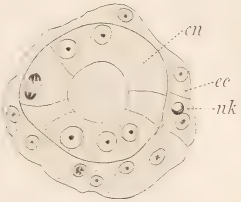
34.


dp
gt
m
m
ec
en
hd
p

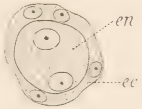
35.


o
gn
o
en
hd
ec

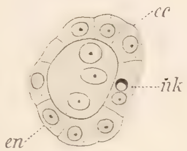
41.



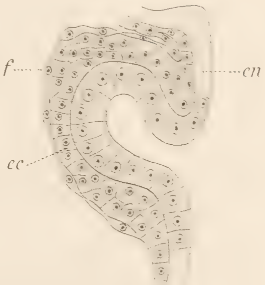
44.



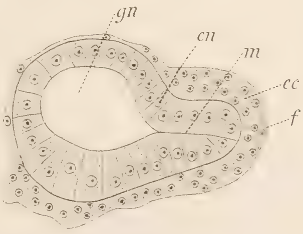
45.



50.

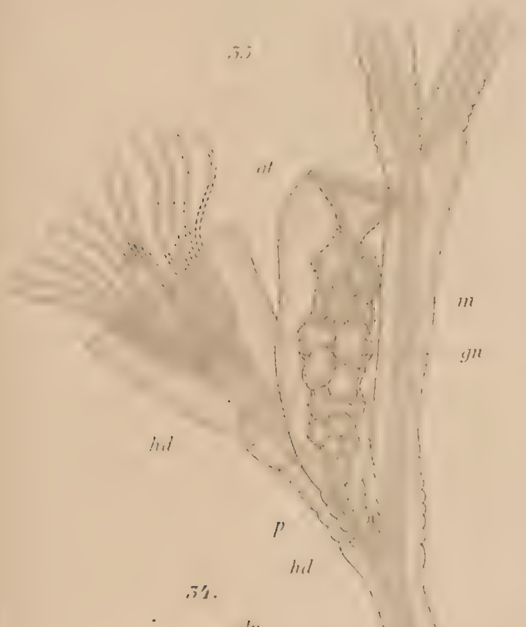


51.

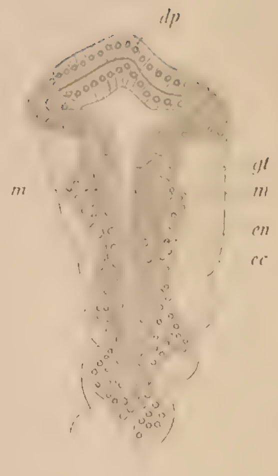


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M

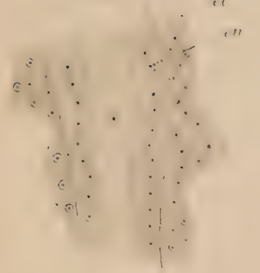
35.


at
m
gn
hd
p
hd

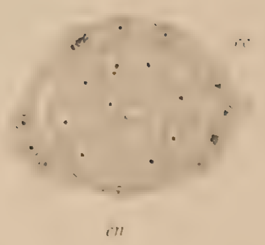
36.


dp
m
gt
m
en
ec

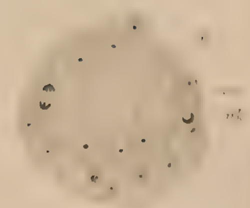
39.



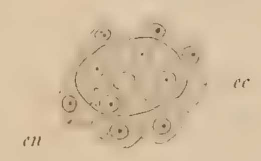
40.



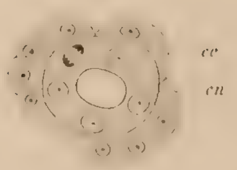
41.



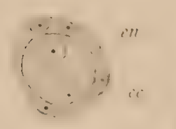
42.



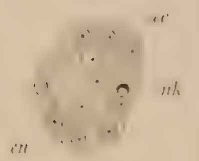
43.



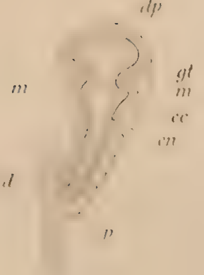
44.



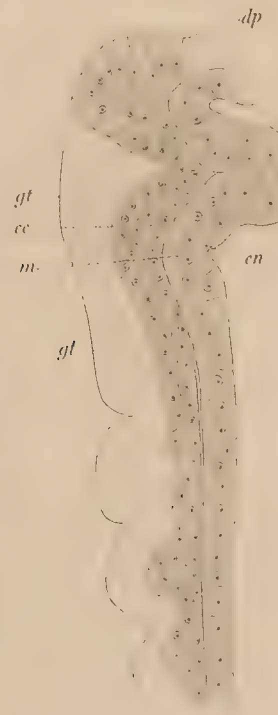
45.



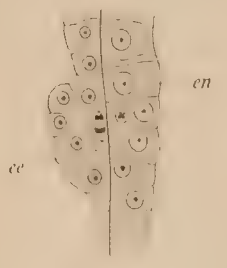
34.


dp
m
gt
m
ec
en
hd
p

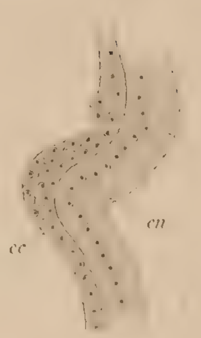
38.


dp
gt
ec
m
en
gt

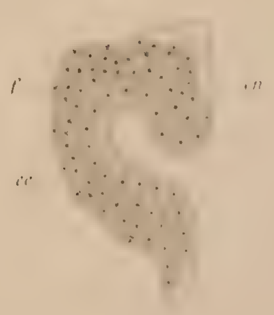
46.



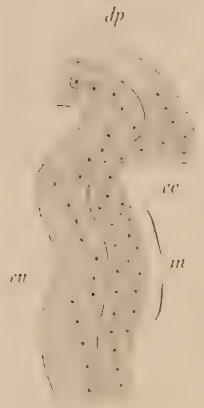
48.



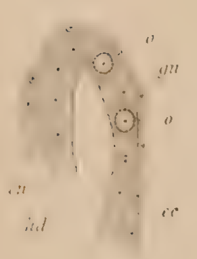
50.



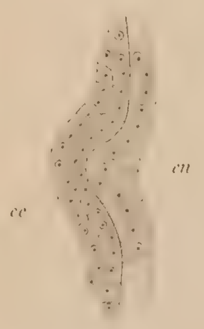
37.



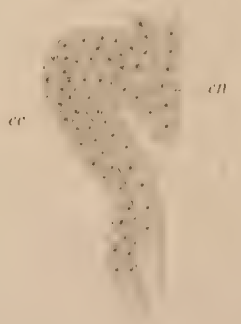
33.


o
gn
o
en
hd
ec

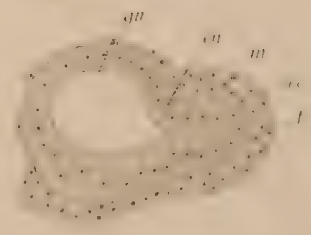
47.



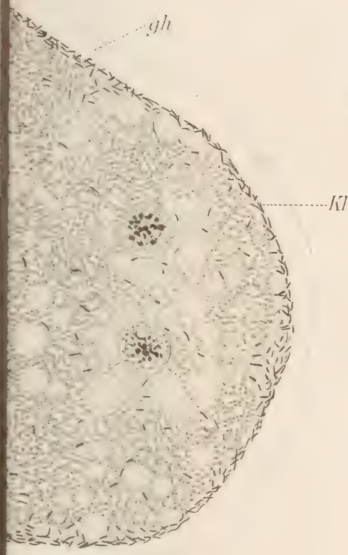
49.



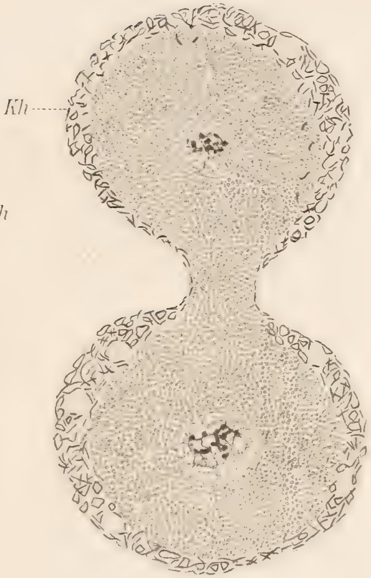
51.

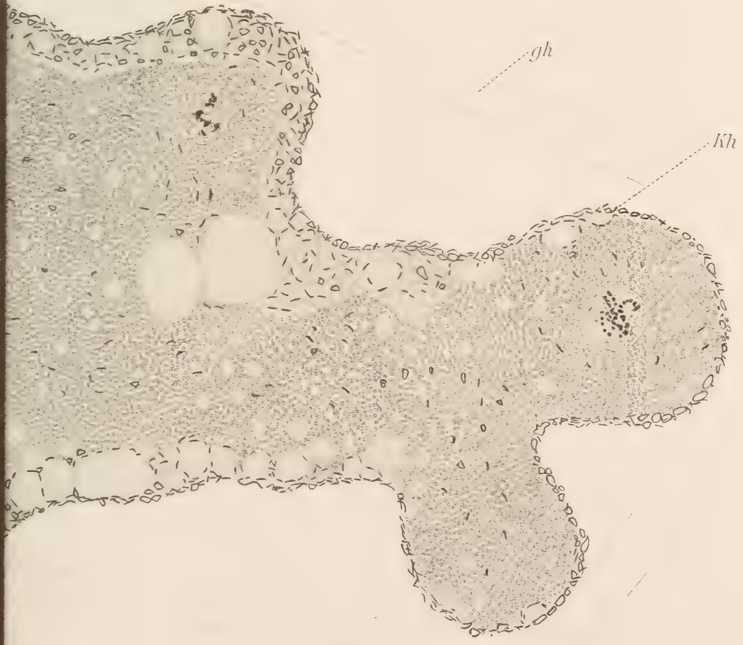


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.



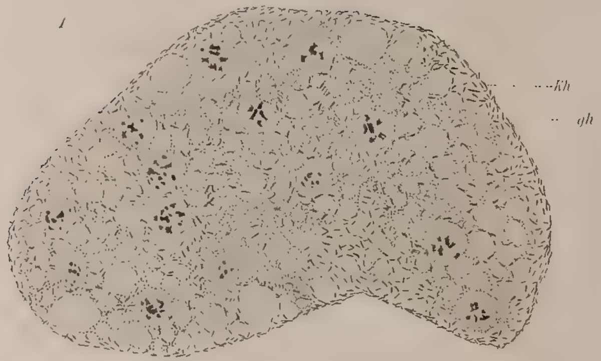
6.



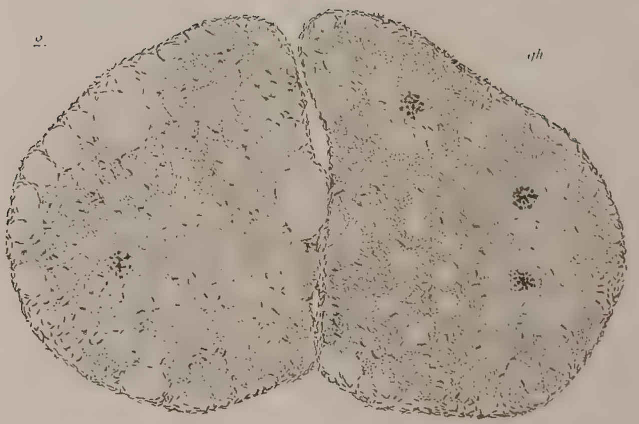


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

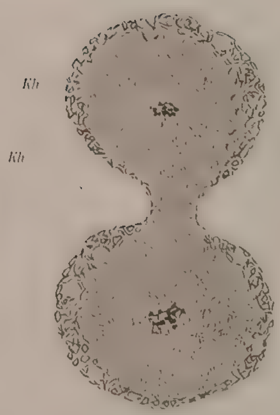
1.



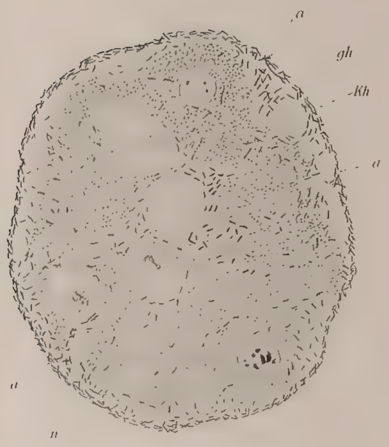
2.



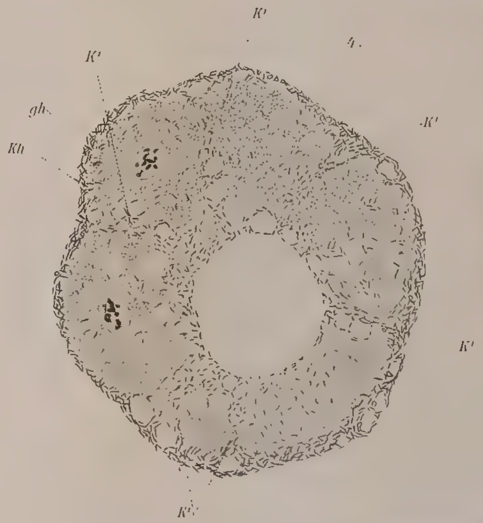
6



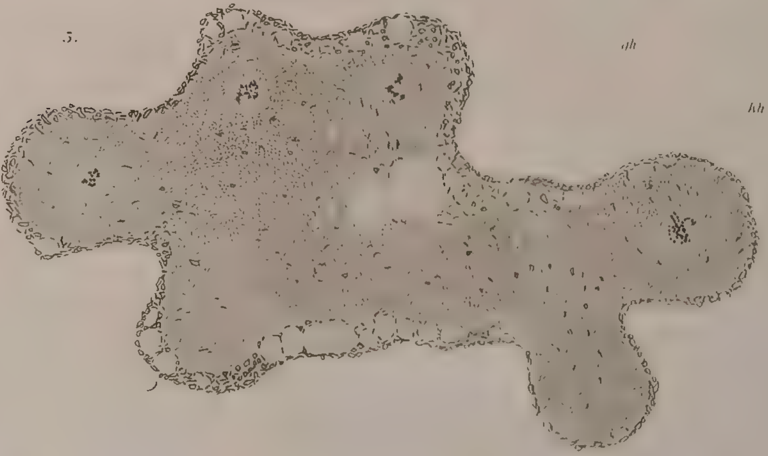
3.



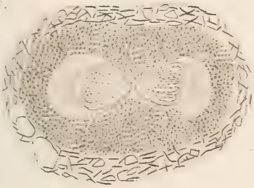
4.



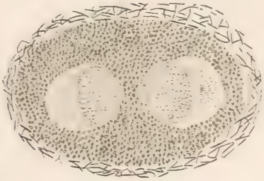
5.

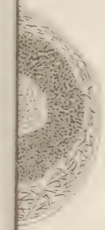


11.

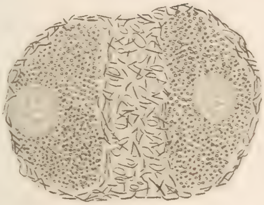


12.

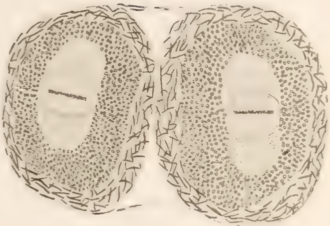




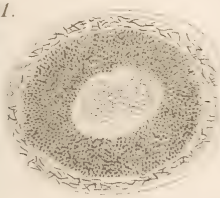
16



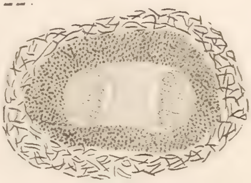
17.



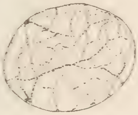
21.



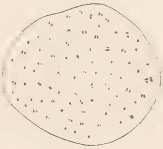
22.



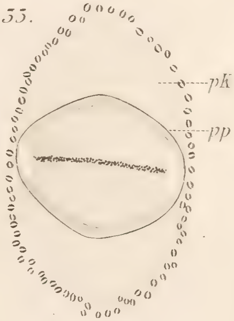
32.



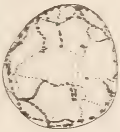
34.



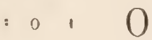
35.

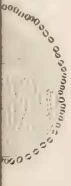


33.

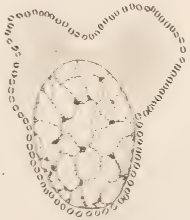


47.

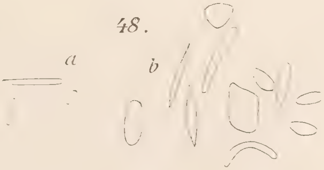




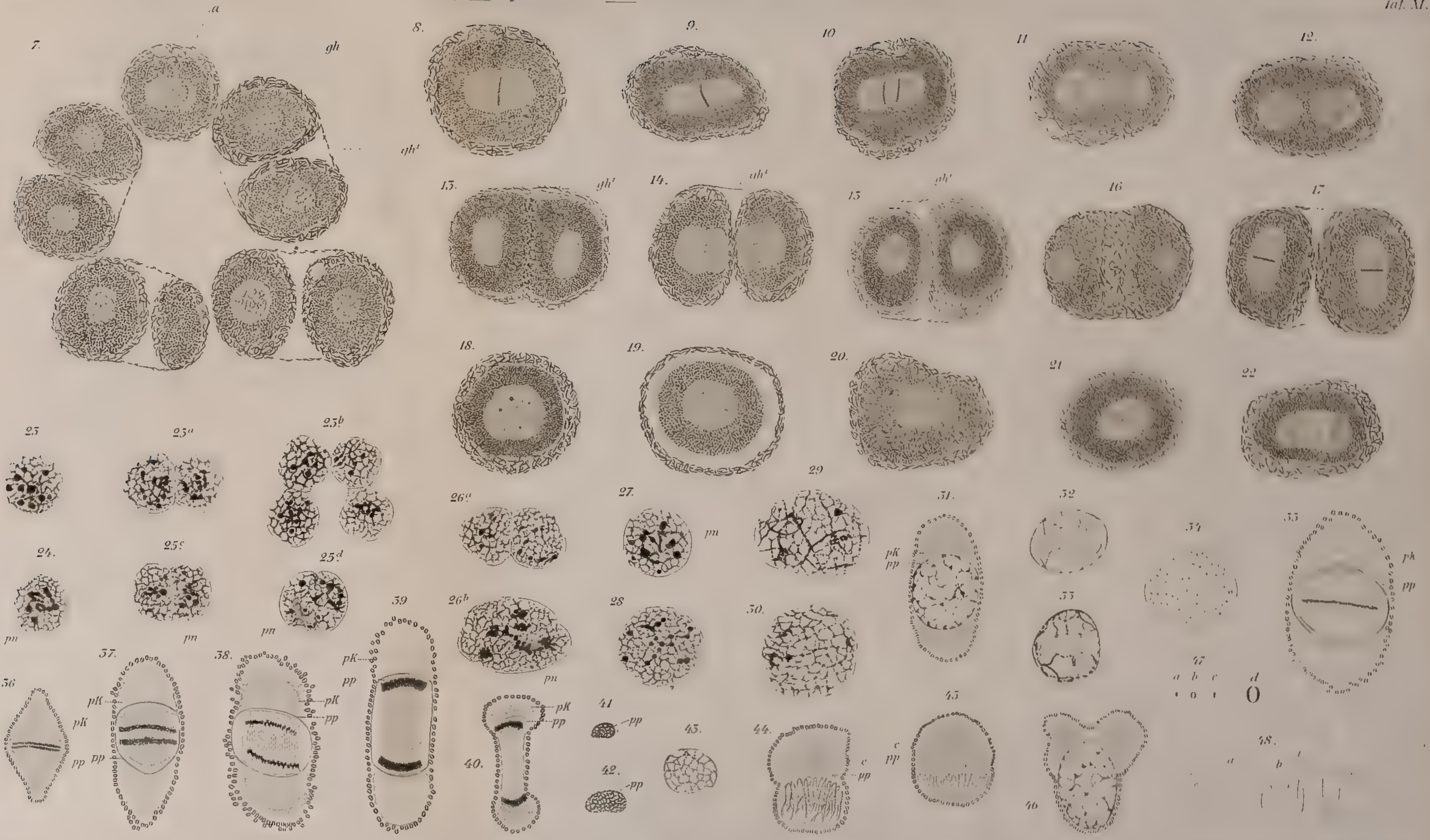
46.



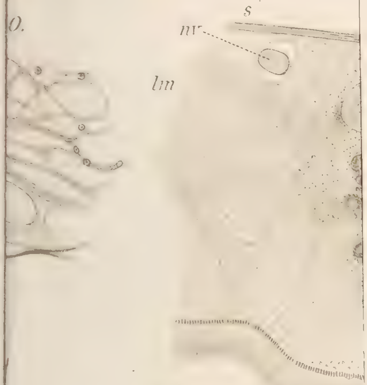
48.

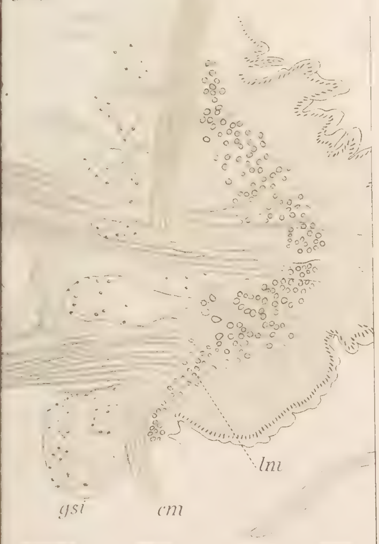


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

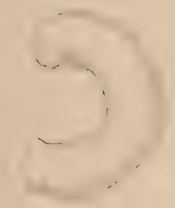

7.
a
gh
gh'
8.
9.
10
11
12.
13.
gh'
14.
gh'
15
gh'
16
17.
18.
19.
20.
21
22
23
23a
23b
24.
pn
25c
pn
25d
pn
26a
26b
pn
27.
pn
28
29
30.
31.
pK
pp
32
33
34
35
pk
pp
36
pK
pp
37.
pK
pp
38.
pK
pp
39
pK
pp
40.
pK
pp
41
pp
42.
pp
43.
44.
c
pp
45
c
pp
46
47
a
b
c
d
48.
a
b

0.

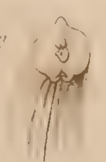




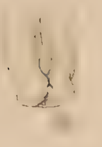
1.



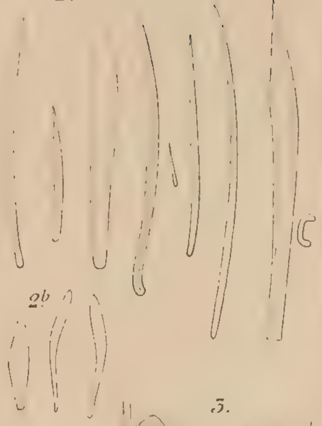
1a



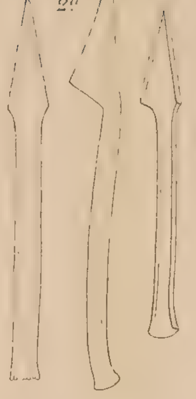
1b



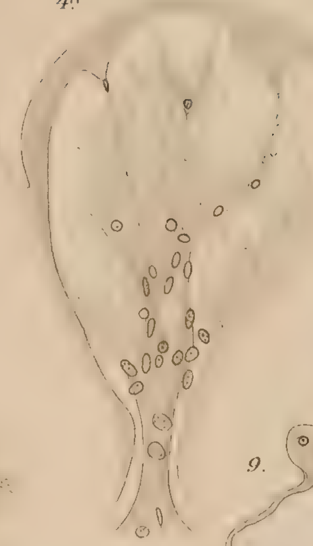
2. 2b



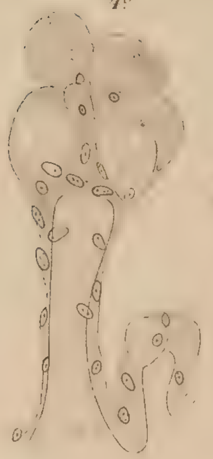
2a



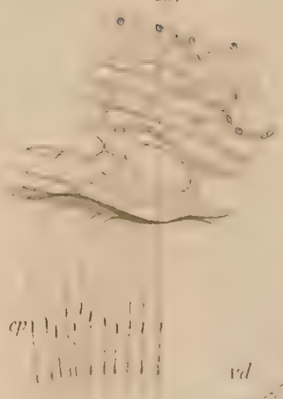
4a



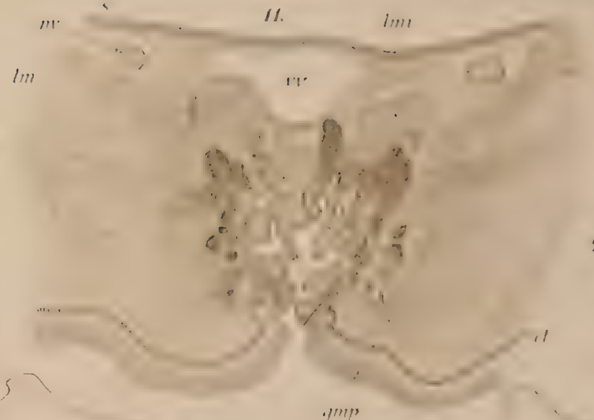
4b



10.

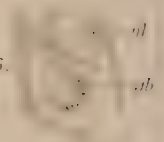


11.

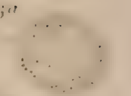

mv
lm
bm
vv
cl
gmp

18.

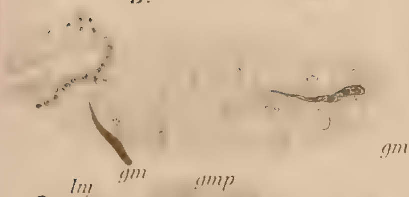
26.



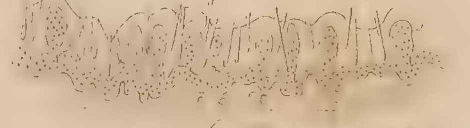
26a



3.



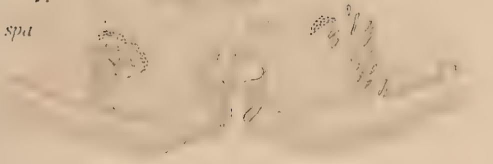
5.



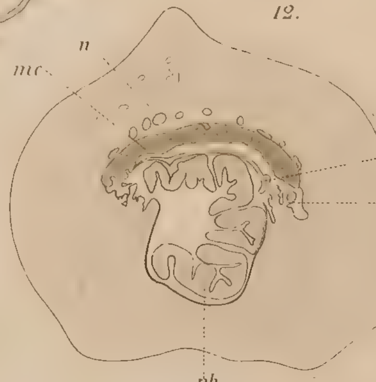
6.

9.

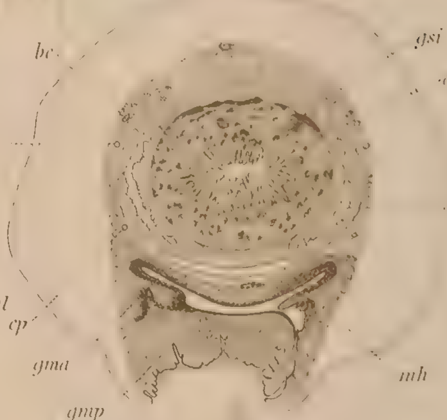
7.



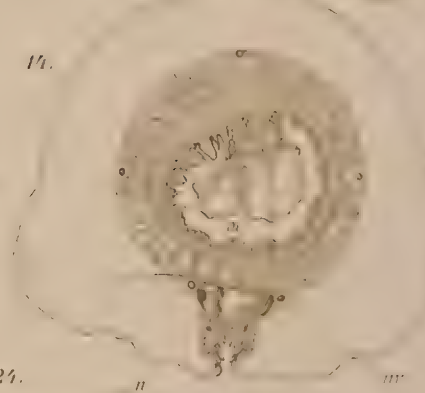
12.


n
mc
mf
ml
cp
ph

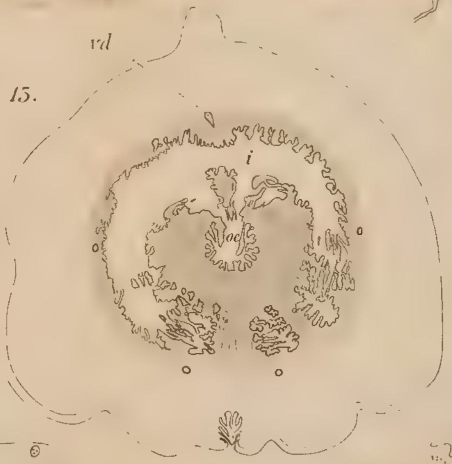
13.


vd
bc
gsi
cm
nl
ph
cp
gma
gmp
mh

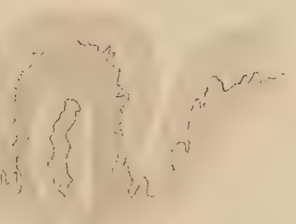
14.



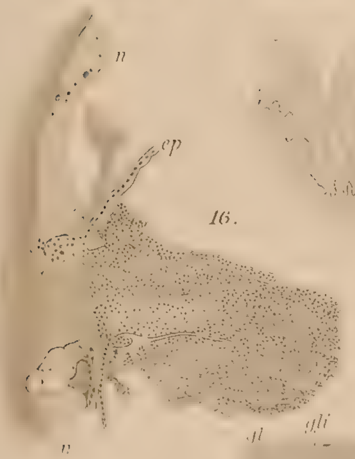
15.



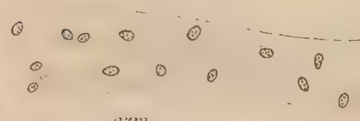
8.



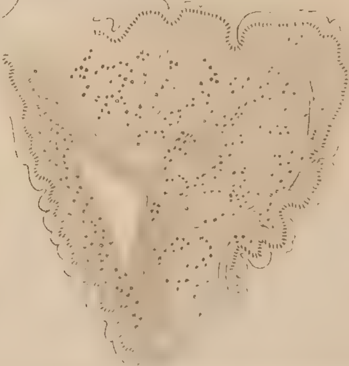
16.



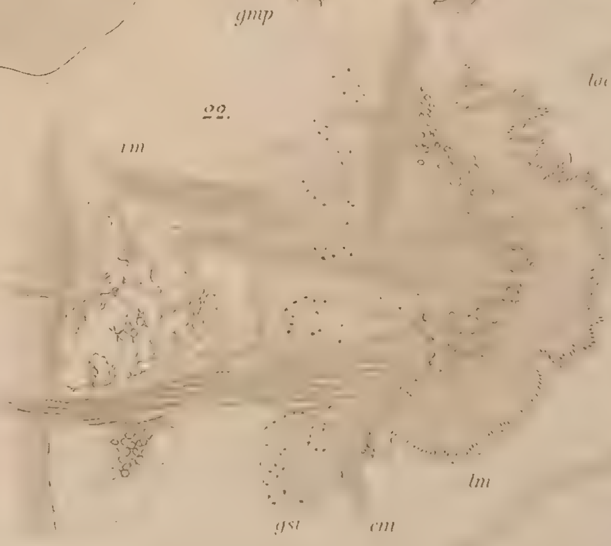
17.



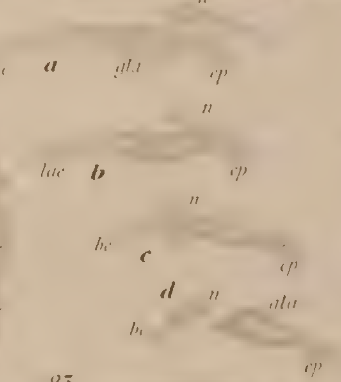
19.



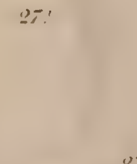
22.



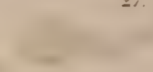
24.


n
a
lac
gl.i
cp
n
b
lac
cp
n
c
bc
cp
d
n
ala
bc
cp

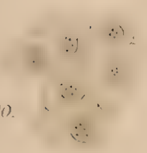
27'



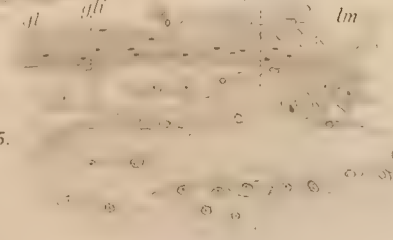
27.



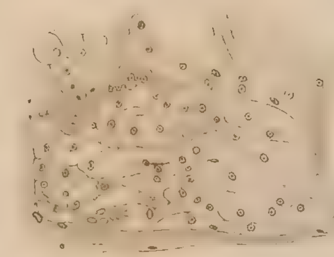
20.



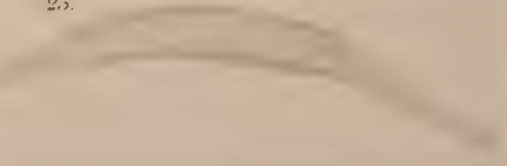
25.


gli
gzm
lm
gz

21.



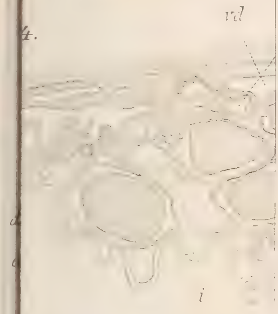
23.

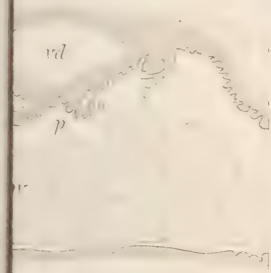


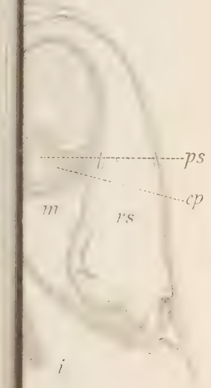
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

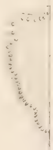
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

4.

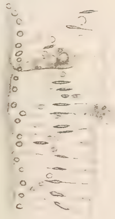


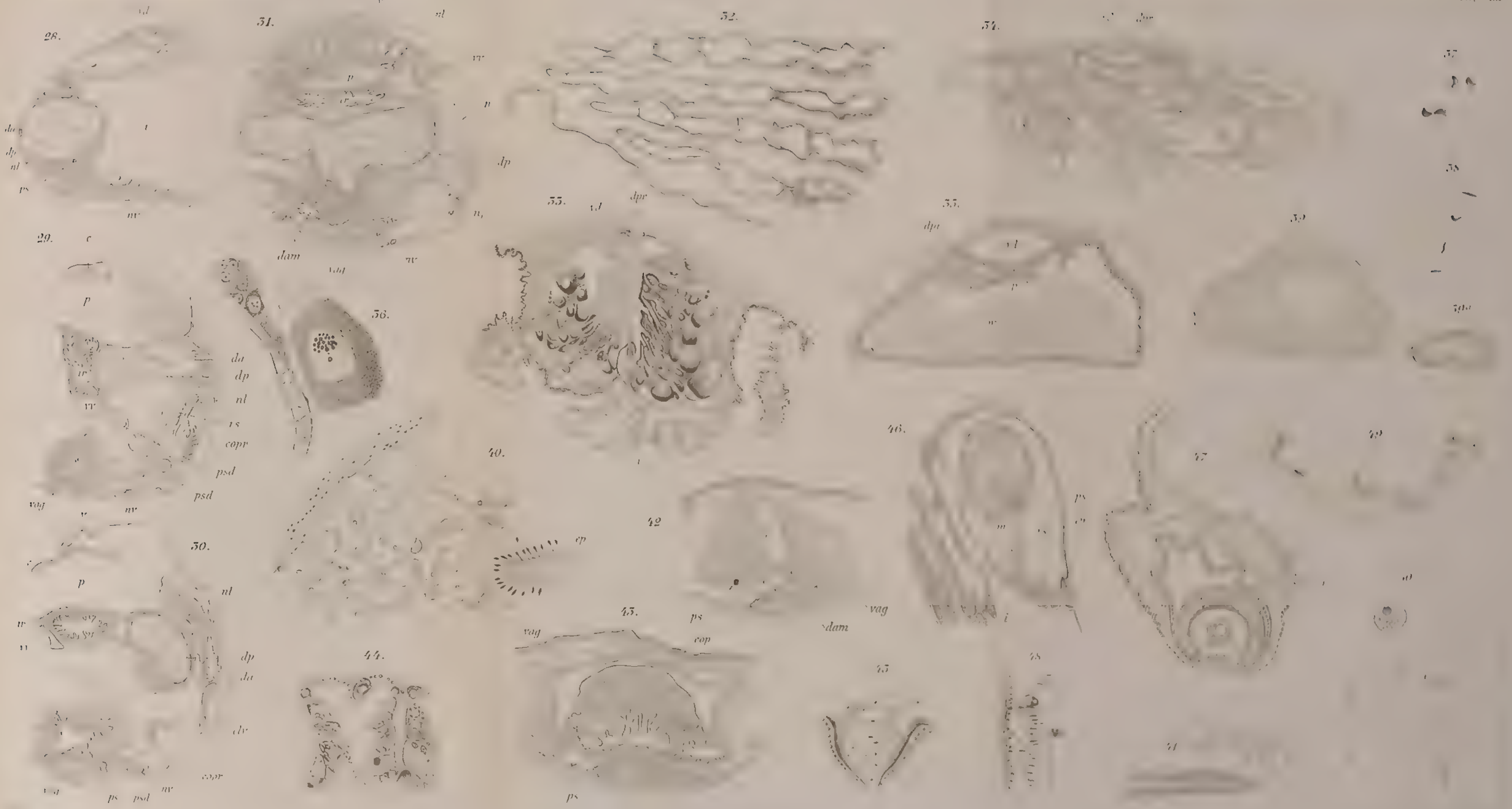






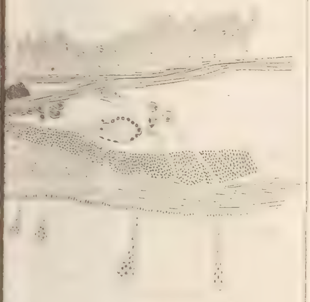
48.

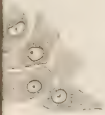



28.
vd
da
dp
nl
ps
nv
29.
c
p
da
dp
nl
rs
copr
psd
psd
vag
nv
p
30.
nl
dp
da
dv
copr
psd
ps
31.
v
nl
vr
p
n
dp
dam
vdd
nv
32.
33.
vd
dpr
34.
35.
dpa
vd
p
36.
37.
38.
39.
39a
40.
cp
42.
vag
dam
43.
vag
ps
cop
ps
44.
45.
46.
ps
i
47.
48.
49.
50.
51.

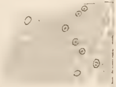
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frank.

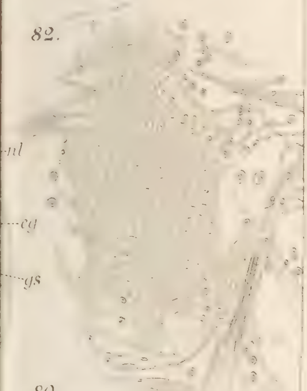




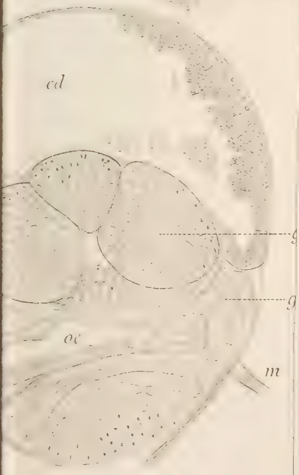
62.

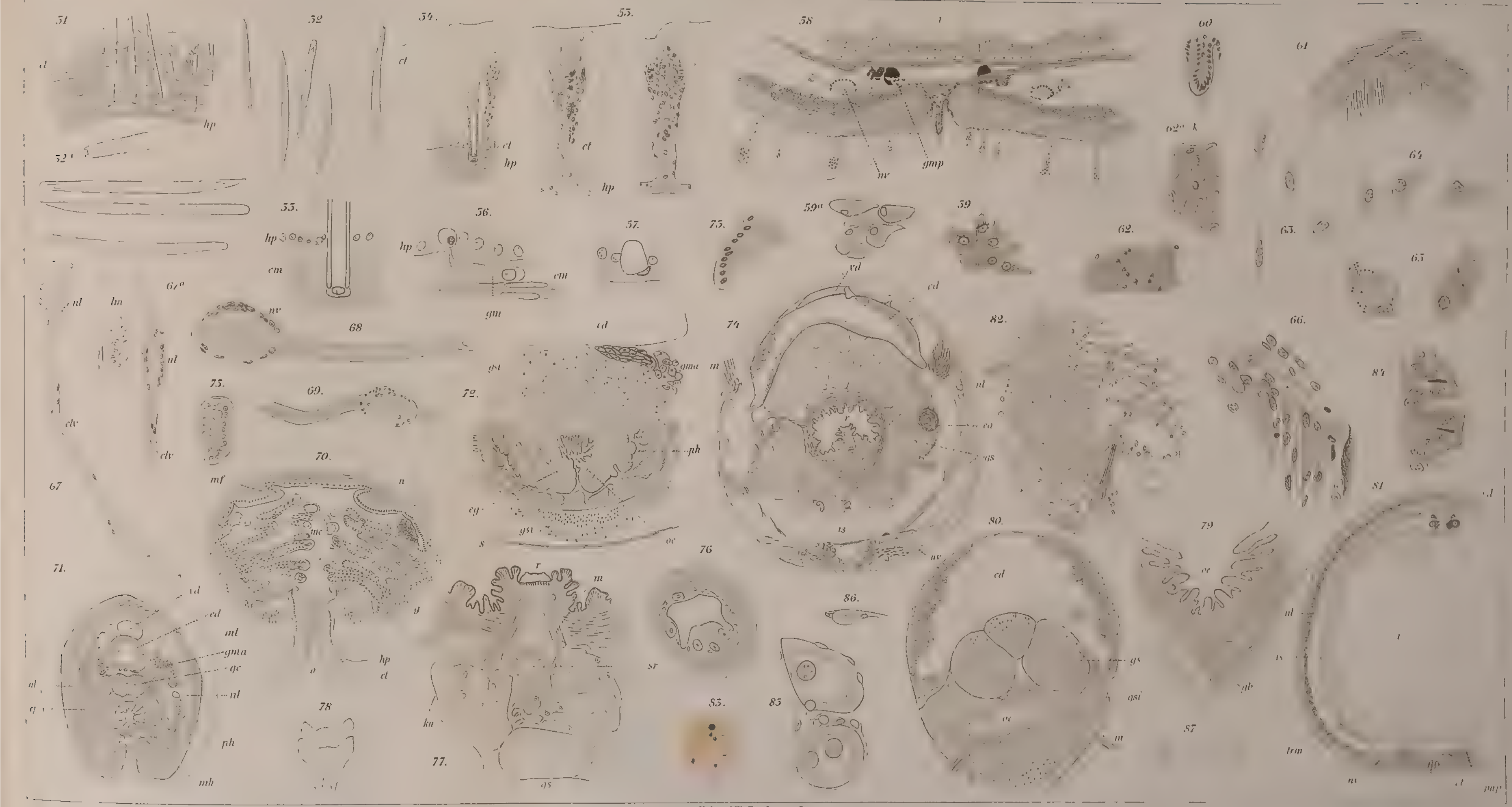


82.

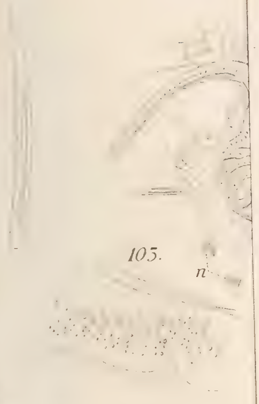


80.

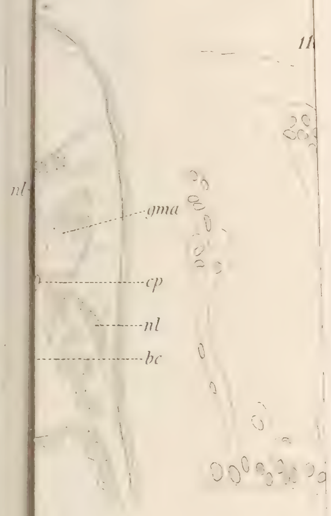



51
cl
hp
52
52a
ct
53
54
ct
hp
55
hp
cm
56
hp
cm
gm
57
58
mv
gmp
59a
59
vd
cd
60
61
62a
k
62
63
64
65
66
67a
nl
lm
clv
67
mf
nv
68
69
70
n
mc
g
hp
ct
o
71
vd
cd
ml
gma
qc
nl
q
ph
mh
72
gst
gma
ph
cg
s
oc
73
74
m
ca
gs
ts
nv
75
76
sr
77
r
m
kn
gs
78
79
oc
gb
80
cd
gs
gsi
oc
m
81
cd
nl
ts
tm
nv
ct
mp
82
83
84
85
86
87

Verlag v Wilh. Engelmann, Leipzig

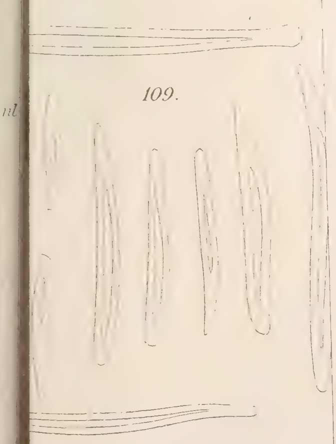


105.



11

nl
gma
cp
nl
bc

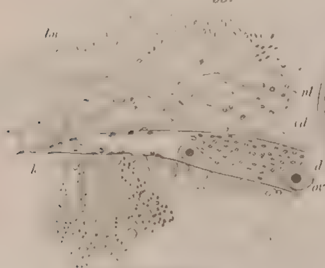


109.

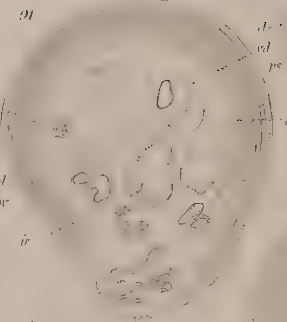
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LVIII.

Taf. VI.

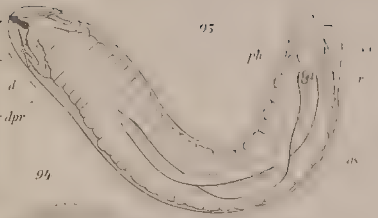
88.


lm
nl
cd
d
ov
k
ir

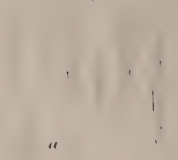
91.


cl
vd
ps
d
dpr

95.

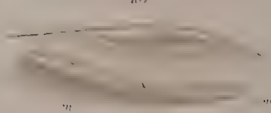


96.

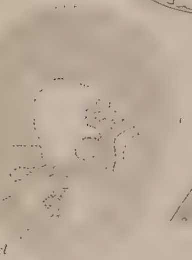


98.

107.



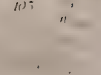
94.


p
d
dpr
n
vd
cl

96b

97.

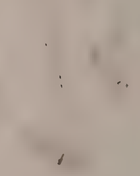
103.



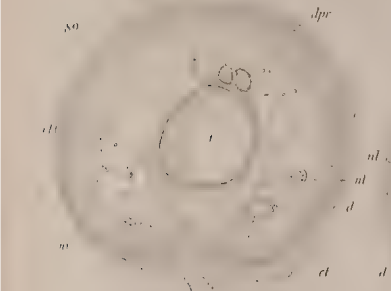
108.

105.

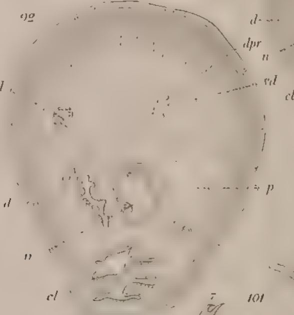
111.



89.

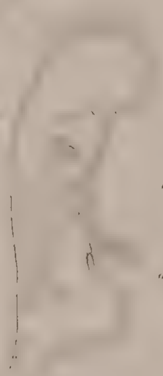

dpr
nl
nl
d
cl
m
cl

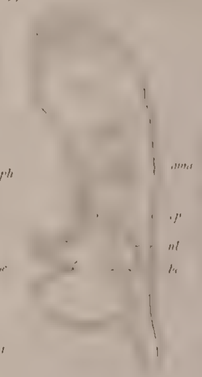
92.



106.

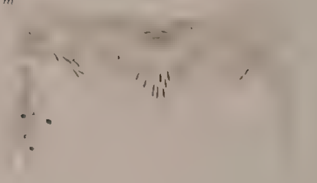
99.



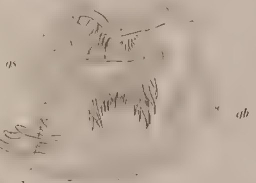


110.

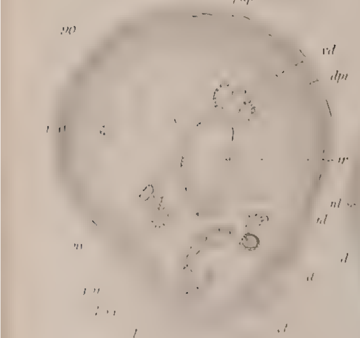
112.



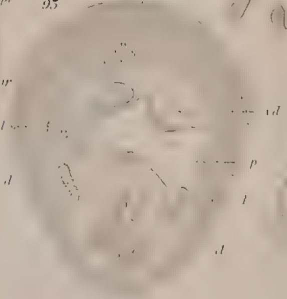
100.



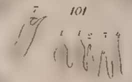
90.


pmp
vd
dpr
ir
nl
vd
d
m
cl

93.

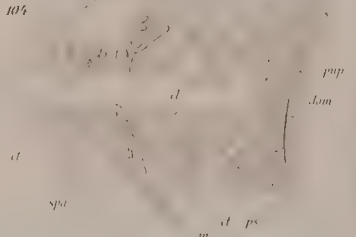


101.

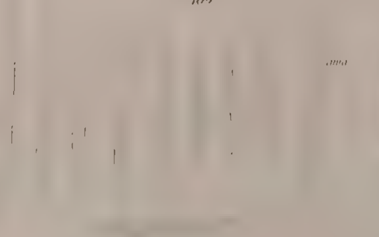


102.

104.

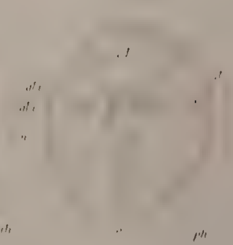

pmp
dam
cl
cl
spa
cl
ps
m

109.



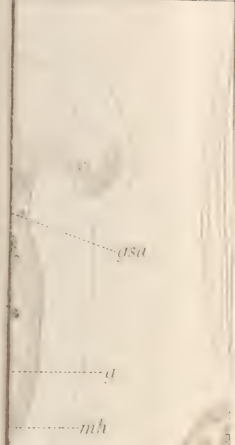
113.

114.

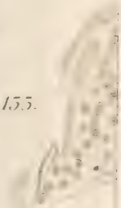


Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig

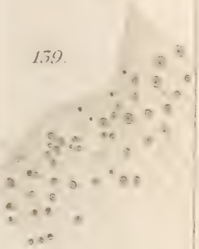
II.



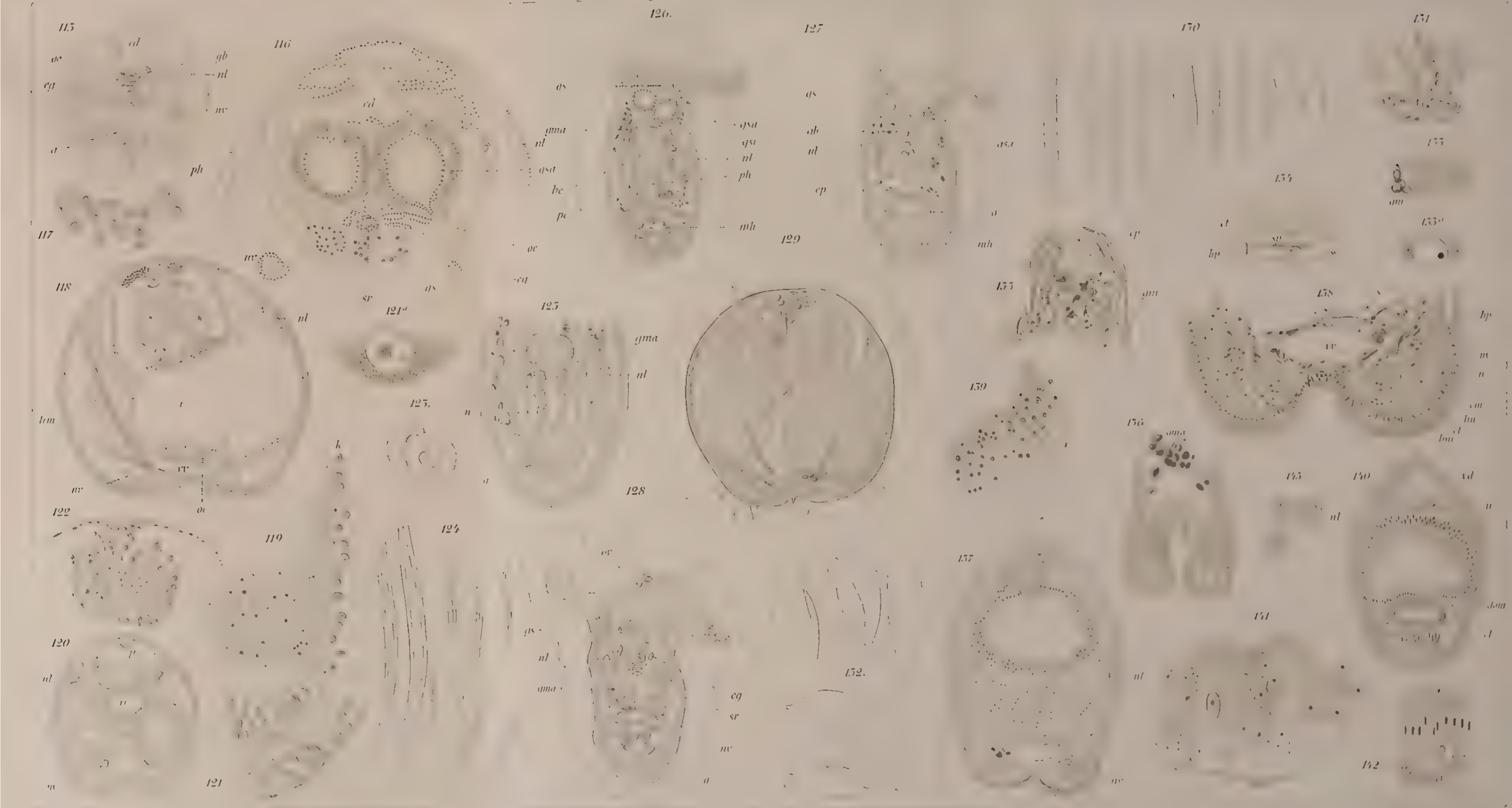
138.



139.



137.


115
cd
oe
gb
eg
nl
mv
a
ph
116
cd
117
mv
as
118
sr
nl
121a
tm
t
mv
oe
122
119
120
p
nl
m
121
123
k
124
126.
gs
gma
nl
gsa
bc
pi
oe
eg
gsa
gsi
nl
ph
mh
125
gma
nl
n
a
127
gs
ob
nl
ep
a
mh
gsa
129
128
ev
gs
nl
gma
eg
sr
mv
a
132.
130
131
133
gm
134
d
hp
133a
135
ep
gm
138
hp
m
n
cm
bm
bm
139
136
gma
137
mv
143
nl
140
cd
n
dom
d
141
nl
142

Verlag v Wilh. Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt

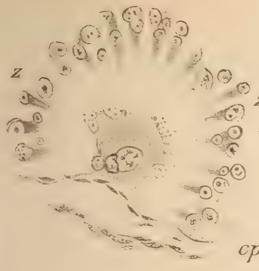


Fig. 1.

Fig. 2.

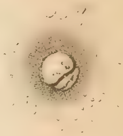


Fig. 5.

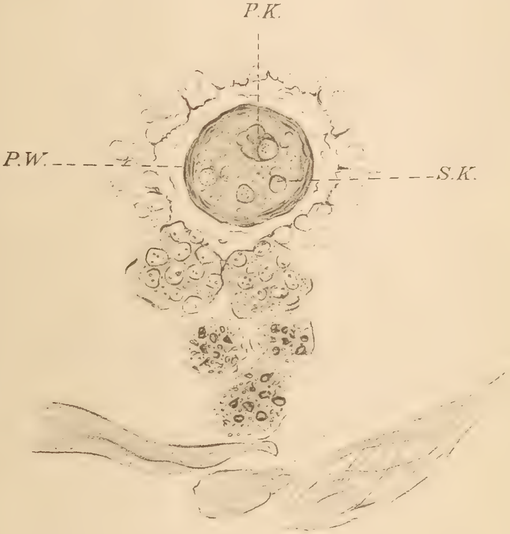


Fig. 3.

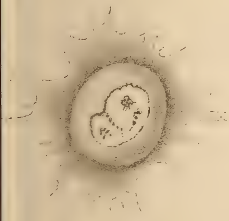
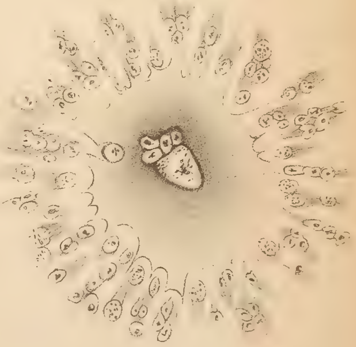


Fig. 4.



Verlag v Wilh. Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 1.

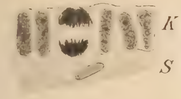


Fig. 4.

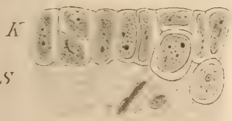


Fig. 14.

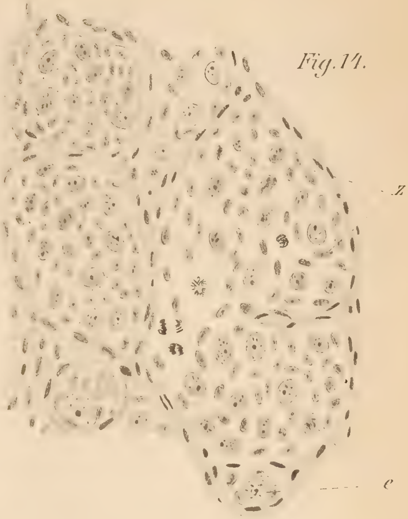
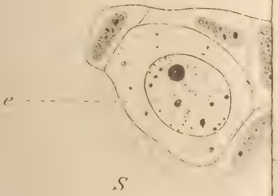


Fig. 7.



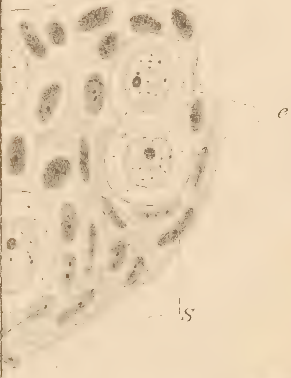


Fig. 9.

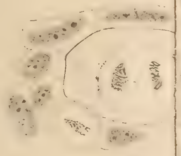


Fig. 11.

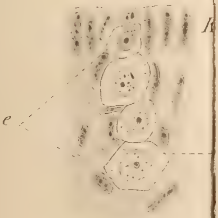
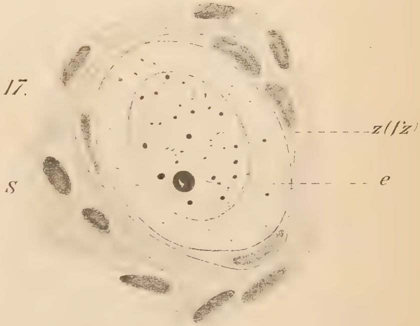


Fig. 17.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 1.

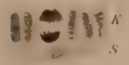


Fig. 2.

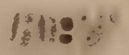


Fig. 3.

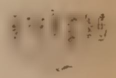


Fig. 4.

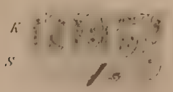


Fig. 5.

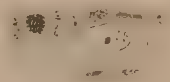


Fig. 6.

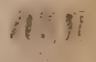


Fig. 7.

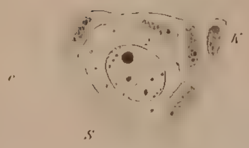


Fig. 8.

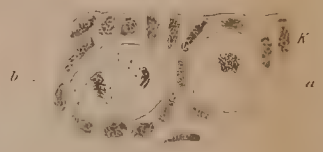


Fig. 9.

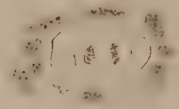


Fig. 10.

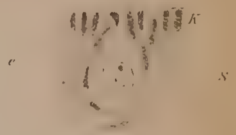


Fig. 11.

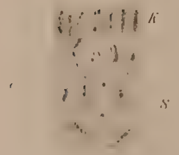


Fig. 12.

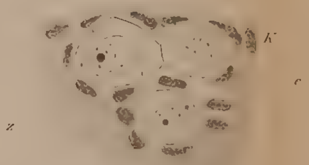


Fig. 13.

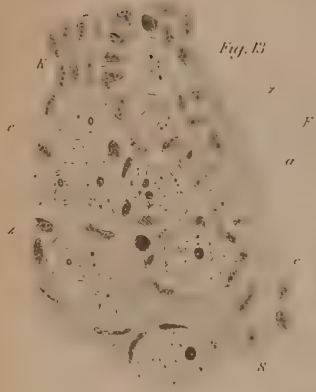


Fig. 14.

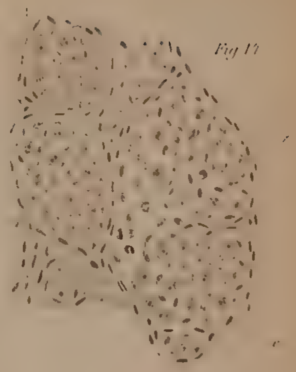


Fig. 15.

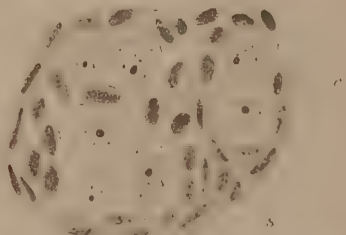


Fig. 16.

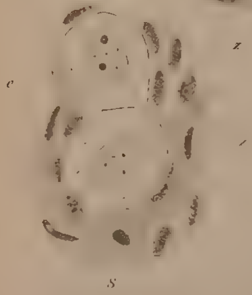


Fig. 17.

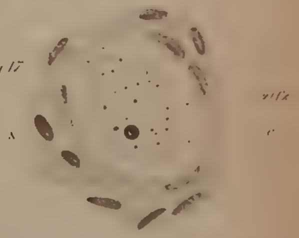


Fig. 18

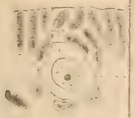


Fig. 20.

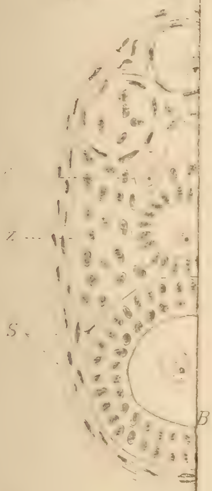


Fig. 21.

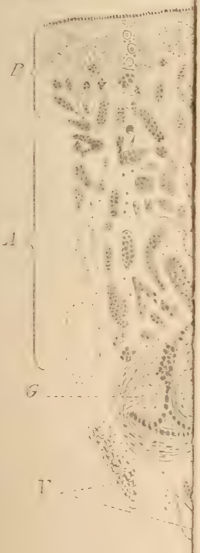


Fig. 28.

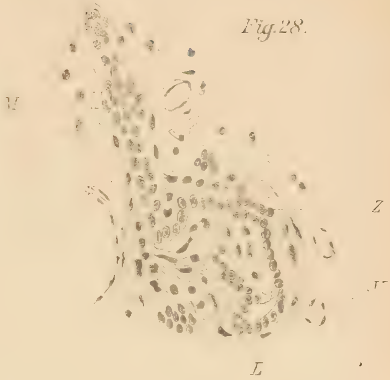


Fig. 29.

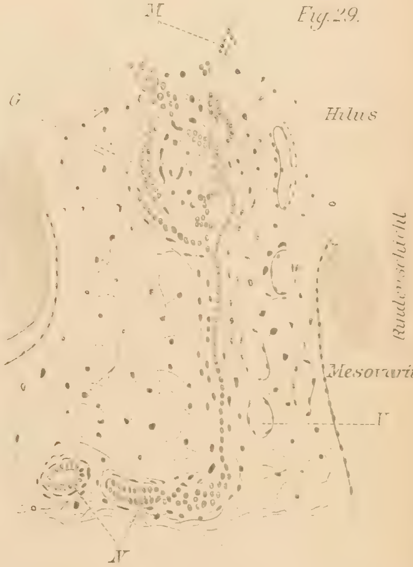

M
G
Hilus
Rindenschicht
Mesovarium
V
N

Fig. 31.

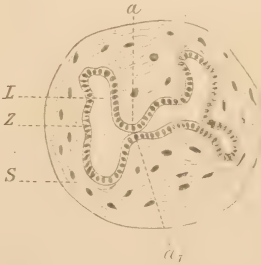


Fig 18.

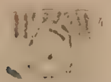


Fig. 19.

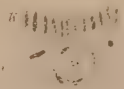


Fig 22.

Fig 23.

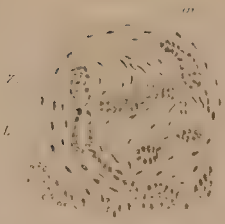


Fig 28.

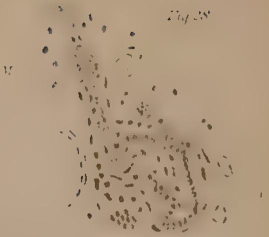


Fig 20.

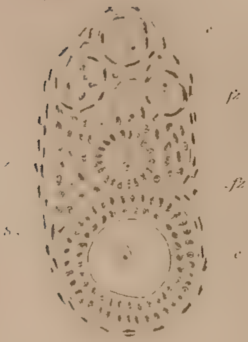


Fig 24.

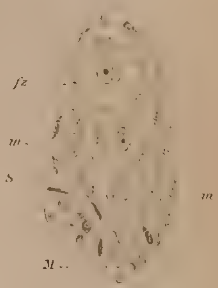


Fig 25.

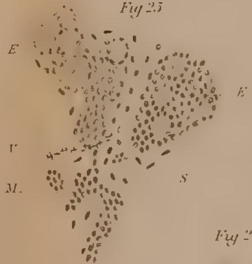


Fig 30.

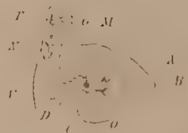


Fig 29.

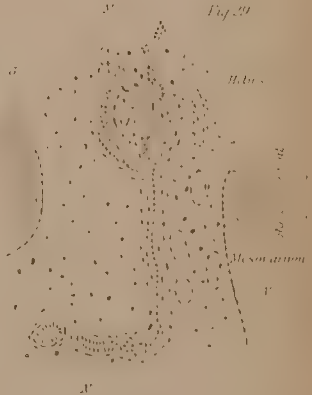

N
G
Mesenterium
V
N

Fig 21.

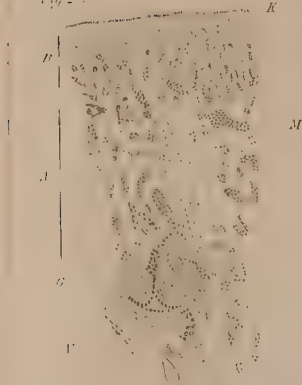


Fig 26.

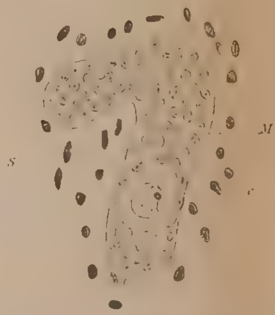


Fig 27.

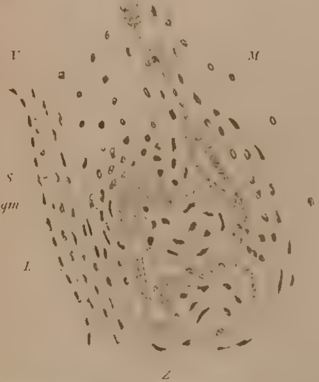
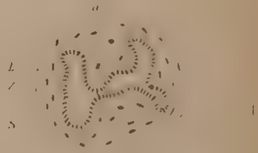
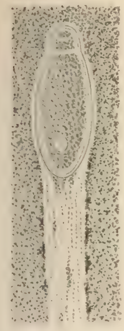


Fig 31.

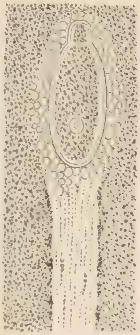


Wilh Engelmann

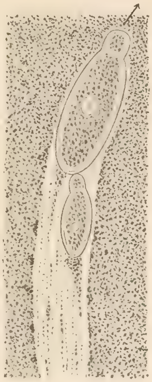
1.



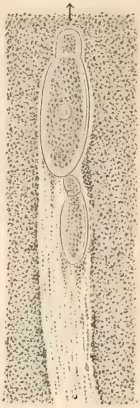
2.



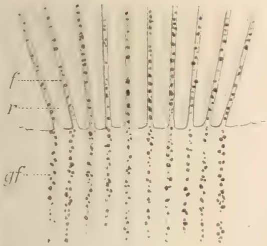
3.



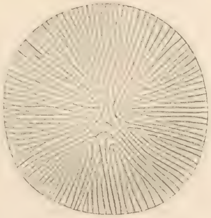
4.



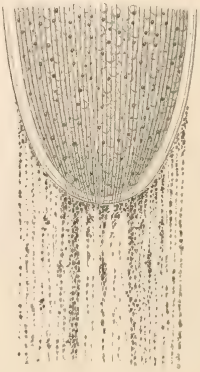
7.



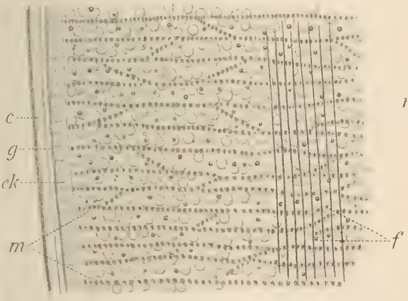
6.



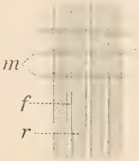
5.



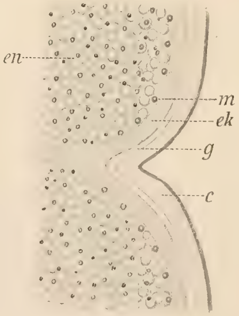
8.



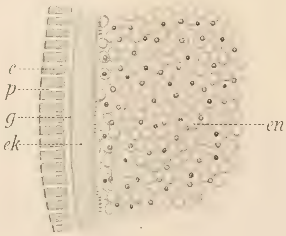
11.



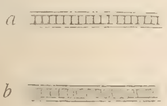
12.



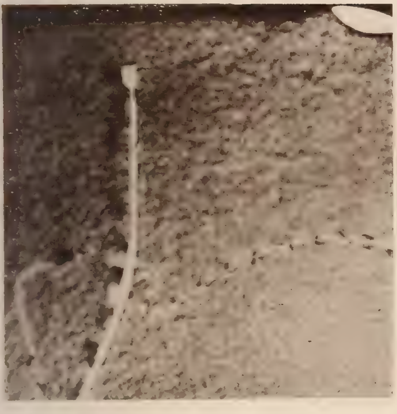
10.



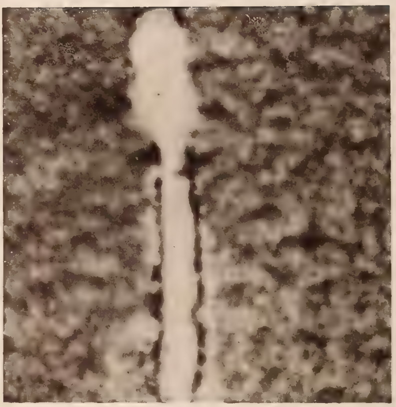
9.



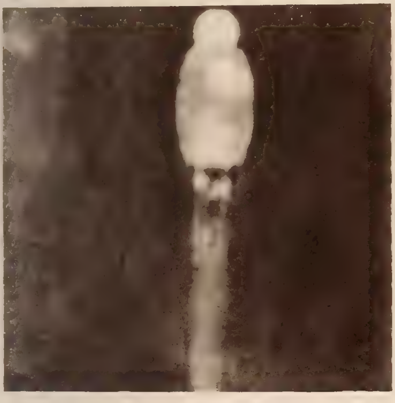
1.



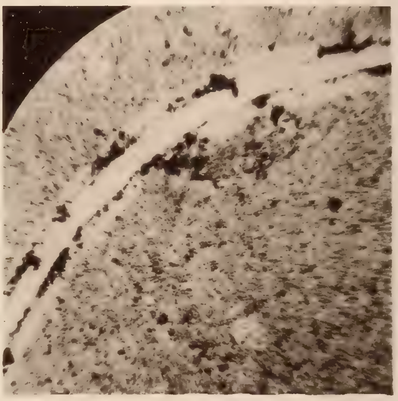
2.



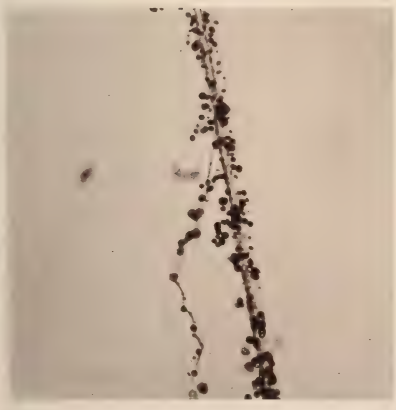
3.



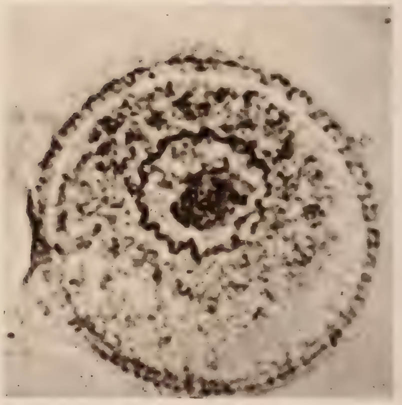
4.



5.



6.



Lichtdruck v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Fig. 1.

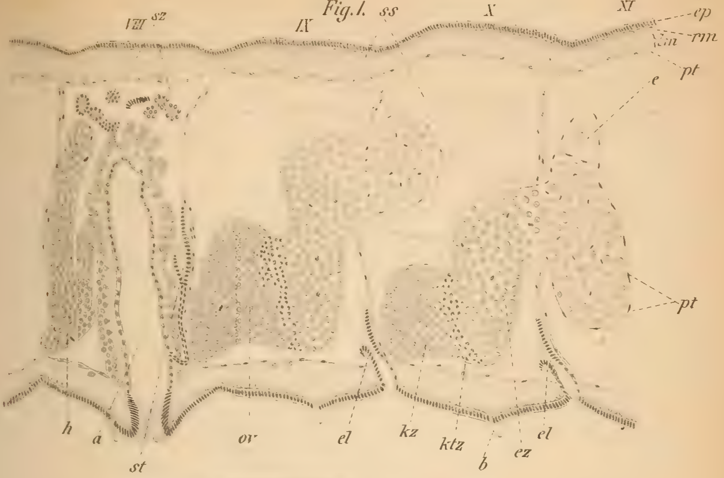

VII
sz
IX
ss
X
XI
ep
rm
lm
pt
e
pt
h
a
st
ov
el
kz
ktz
b
ez
el

Fig. 2.

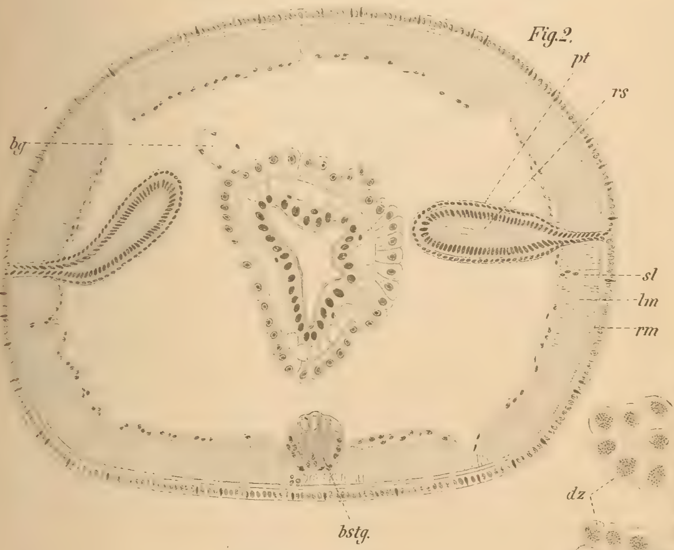

pt
rs
bg
sl
lm
rm
bstg.

Fig. 4.

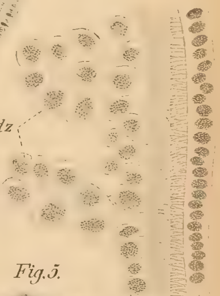


Fig. 3.

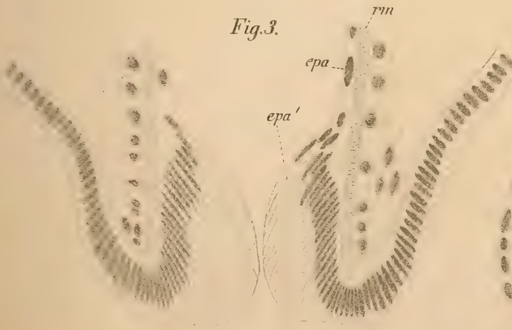
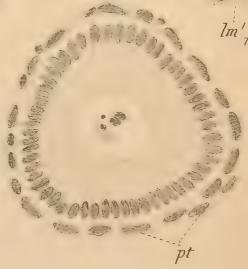

rm
epa
ep
epa'

Fig. 5.



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

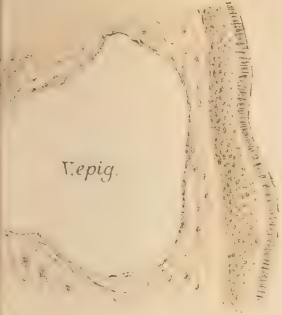


Fig.12.

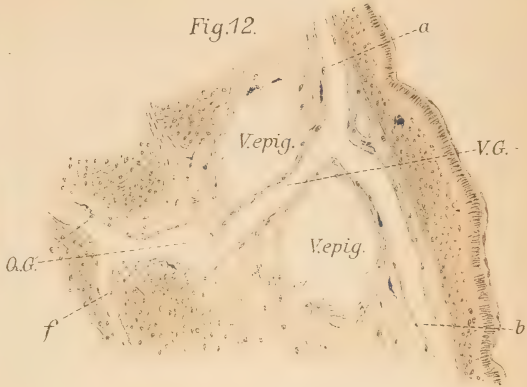
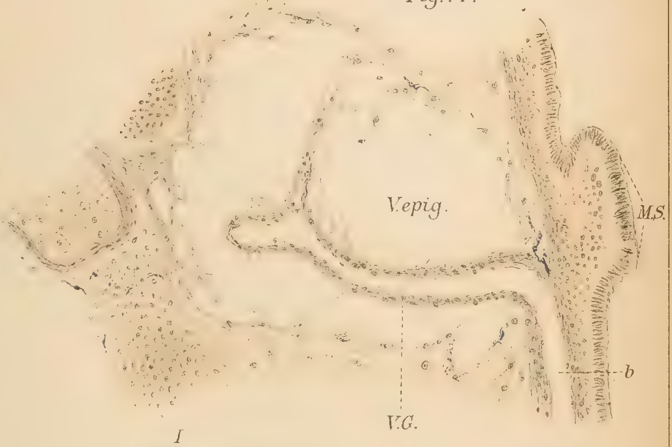

a
V.epig.
V.G.
V.epig.
O.G.
f
b

Fig.14.


V.epig.
M.S.
b
V.G.

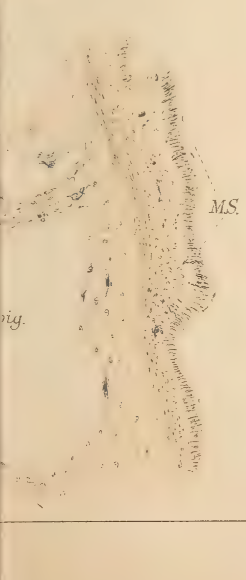
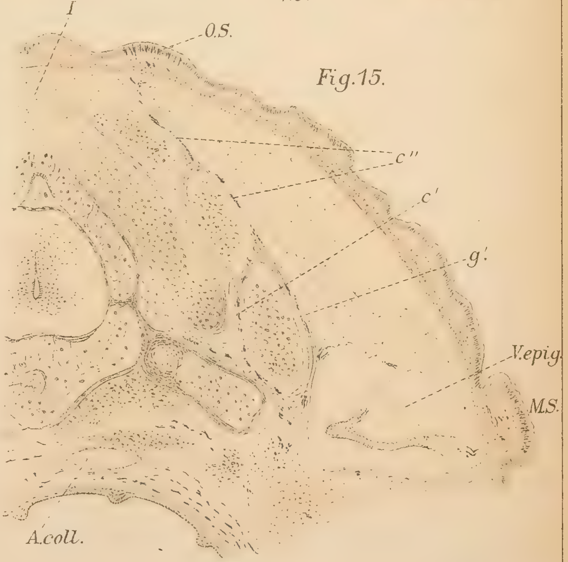


Fig.15.


I
O.S.
c''
c'
g'
V.epig.
M.S.
A.coll.

Lith.Anst.v. F.A.Funke Leipzig.

Fig. 1

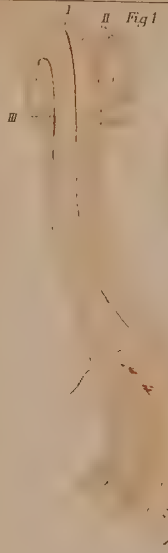


Fig. 2

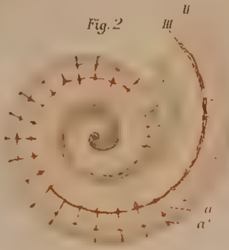


Fig. 5

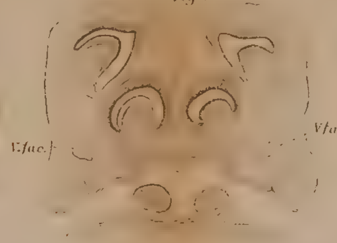


Fig. 8.

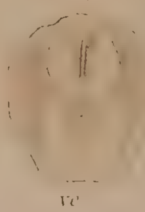


Fig. 10

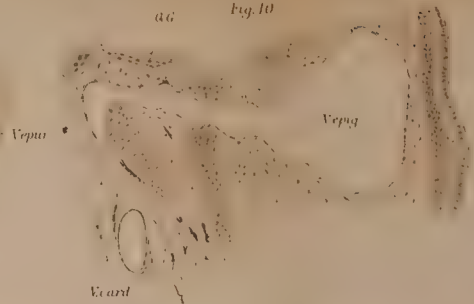

a.G
V.epiq
V.epiq
V.card
a.G

Fig. 12

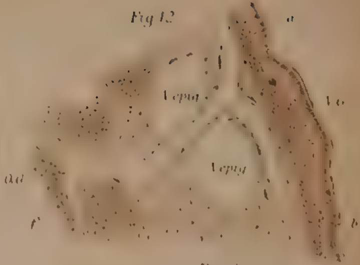

a
V.epiq
Vc
V.epiq
r
b

Fig. 3.

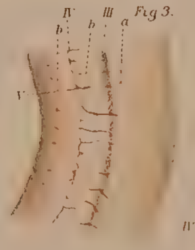

IV
III
b
b
a
V
IV

Fig. 7.

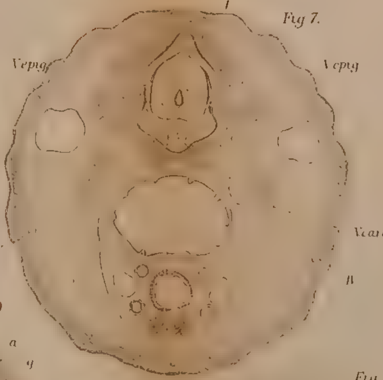

I
V.epig
V.epig
V.card
II

Fig. 11

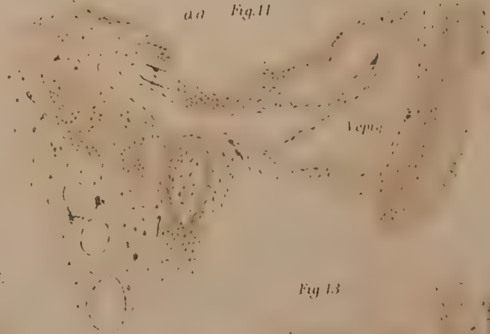


Fig. 14

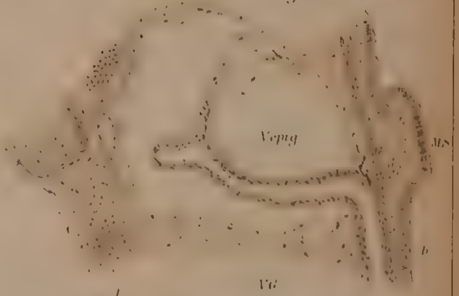

V.epig
MS
b
VC

Fig. 4.

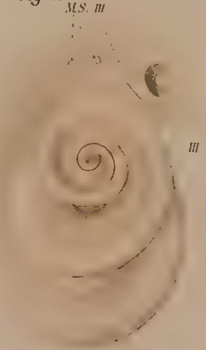


Fig. 9

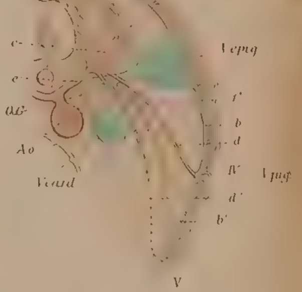

I
a
II
c
a
g
V.epig
c
c
a.G
r
b
d
Ao
V.card
IV
V.jug
d'
b'
V

Fig. 6.

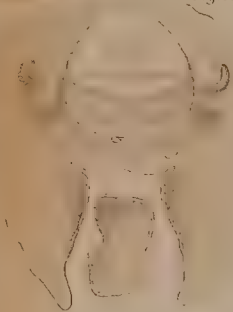


Fig. 13

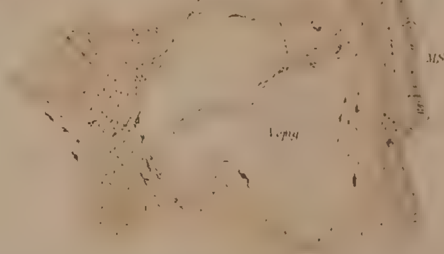
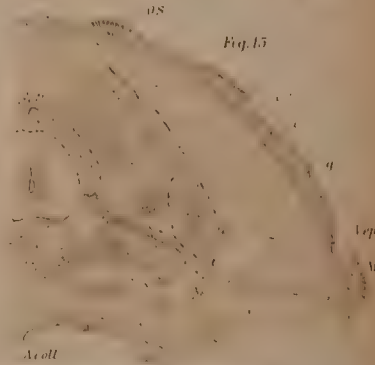


Fig. 15


I
OS
g
V.epig
MS
A.coll

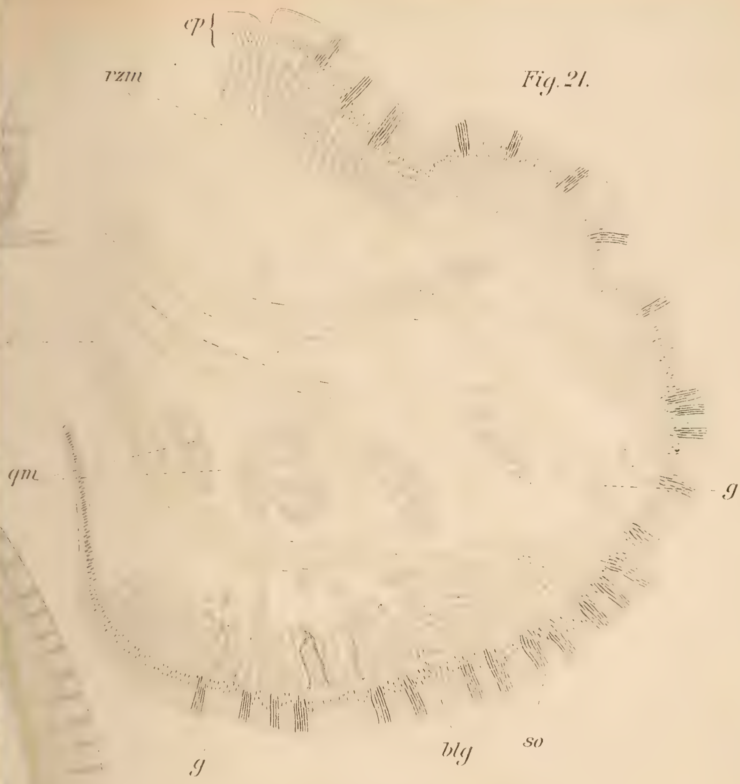

ep
rzm
qm
g
g
blg
so

Fig. 21.

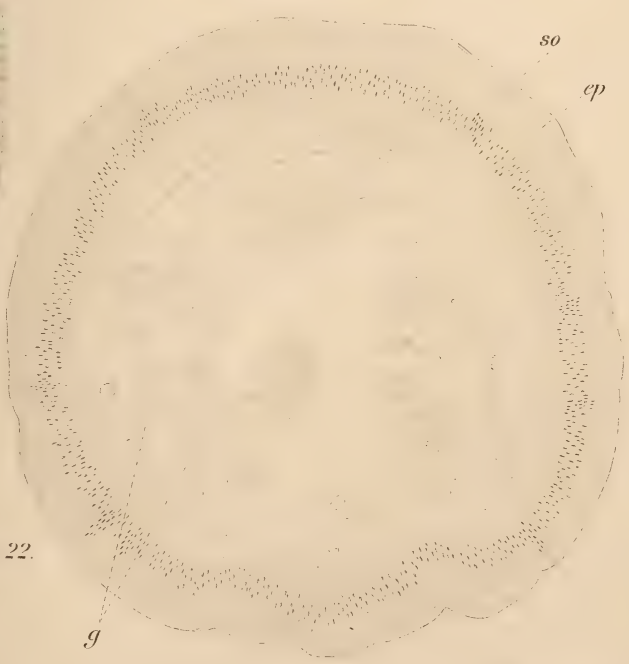


Fig. 22.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

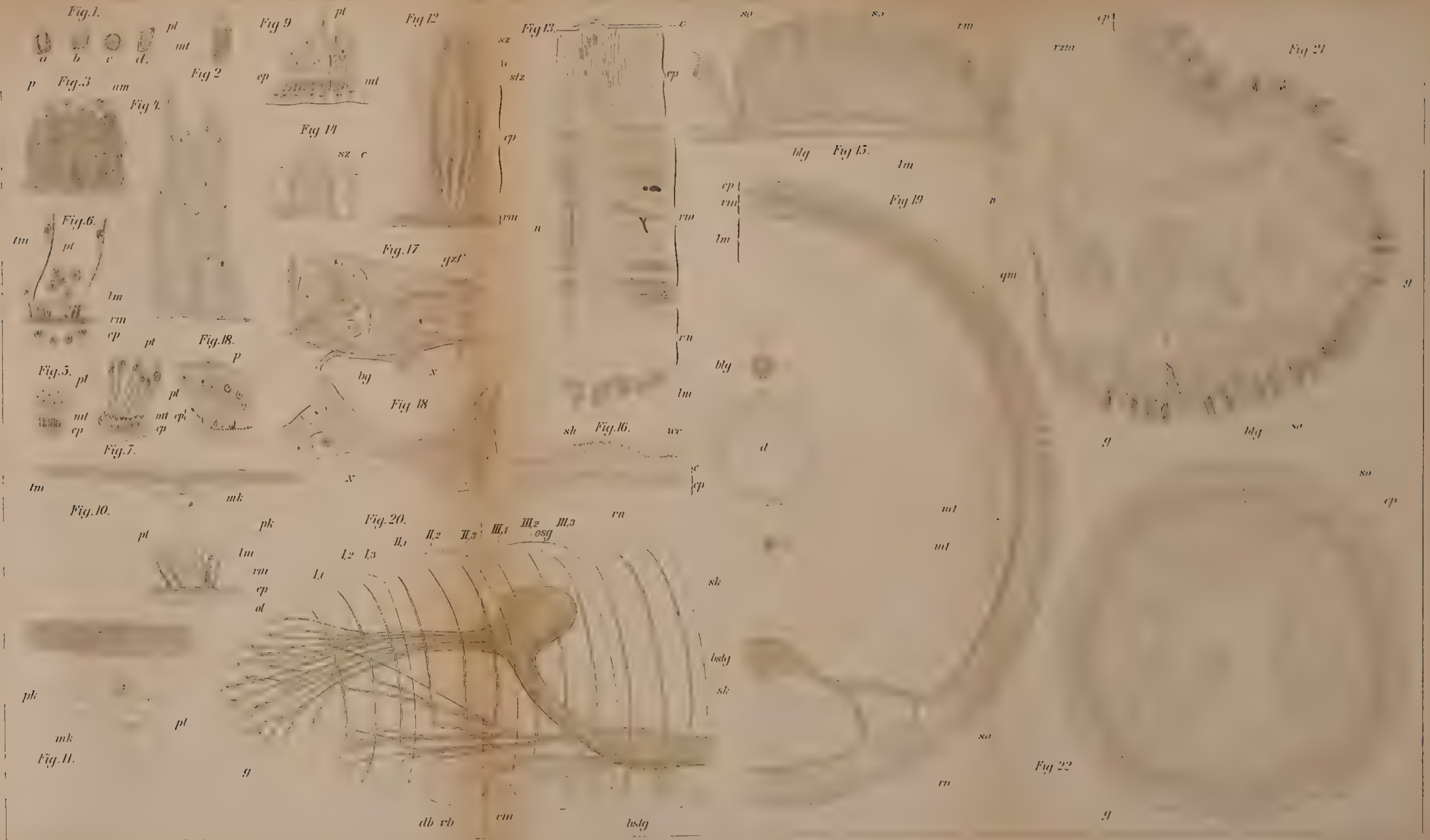
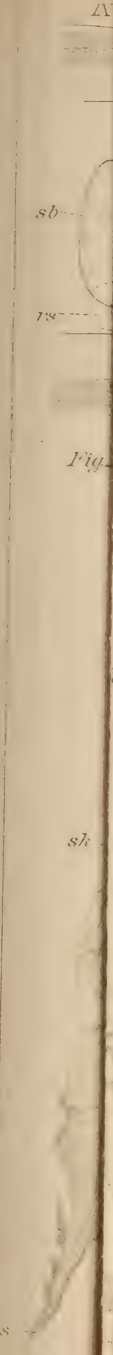


Fig. 1.
a
b
c
d.
pt
mt
Fig. 2
p
Fig. 3
um
Fig. 4.
Fig. 6.
tm
pt
lm
rm
cp
Fig. 5.
pt
mt
cp
pt
mt
cp
Fig. 7.
Fig. 18.
p
pt
cp
Fig. 9
pt
ep
mt
Fig. 14
sz
c
Fig. 12
sz
stz
cp
rm
Fig. 17
gzf
bg
x
Fig. 18
x
Fig. 13.
c
cp
n
rm
rn
lm
sh
Fig. 16.
wc
c
cp
tm
mk
Fig. 10.
pk
pt
lm
rm
cp
ol
pk
pt
mk
Fig. 11.
g
Fig. 20.
I,1
I,2
I,3
II,1
II,2
II,3
III,1
III,2
III,3
osg
rn
sk
bstg
sk
db
rb
cm
bstg
so
so
rm
blg
Fig. 15.
lm
cp
rm
lm
Fig. 19
n
qm
blg
d
mt
mt
so
rn
cp
rzm
Fig. 21
g
g
blg
so
so
cp
Fig. 22
g

Wilh Engelmann


IX
sb
rs
Fig.
sk
s

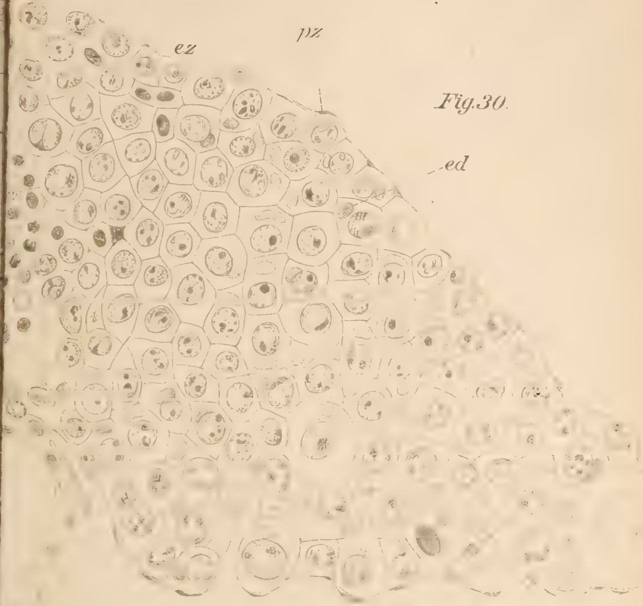
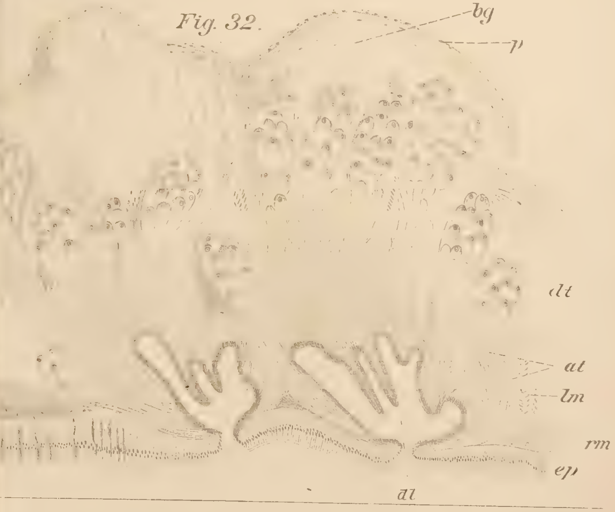


Fig.30.

ig. 29 a.

Fig.29.

Fig. 32.


bg
p
dt
at
lm
rm
ep
al

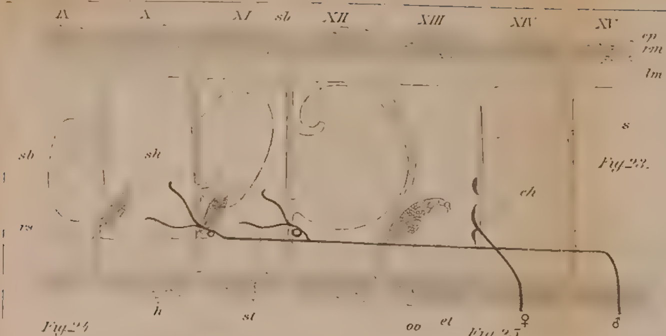

IX
X
XI
sb
XII
XIII
XIV
XV
ep
rm
lm
s
sb
sk
rs
ch
h
st
oo
et
♀
♂

Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 27.

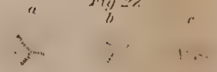


Fig. 28.

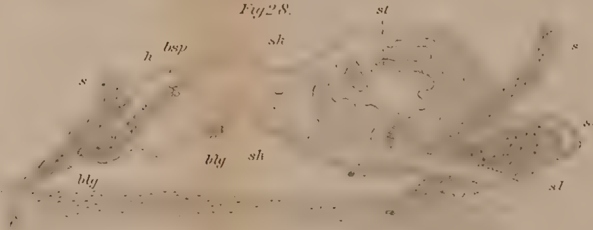

st
sk
bsp
h
s
s
sk
blg
sh
blg
sl

Fig. 30.

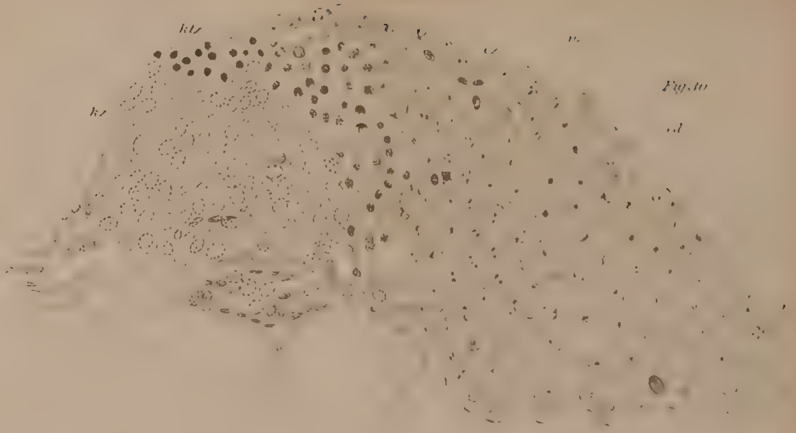
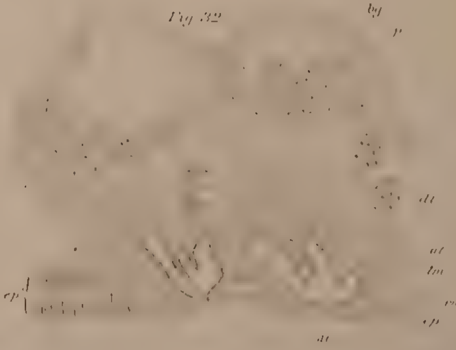


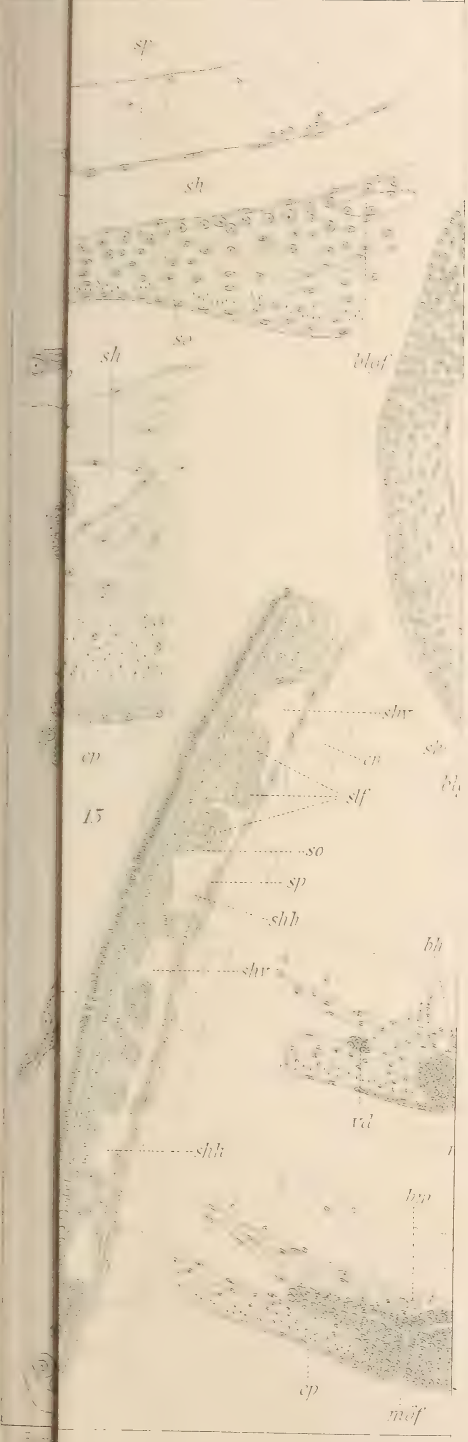
Fig. 31.

Fig. 29 a. Fig. 29.

Fig. 32.

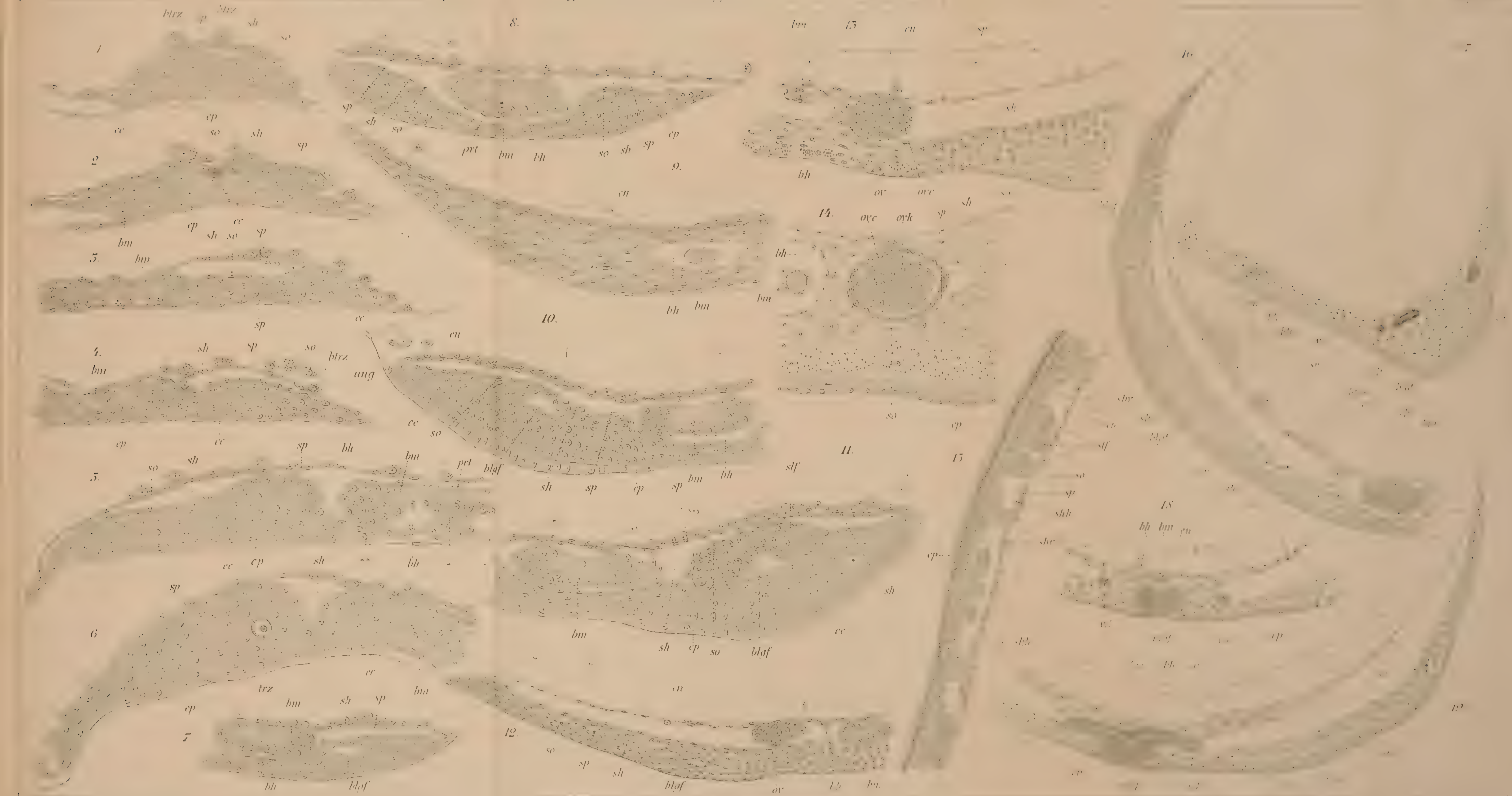

bg
p
dt
at
lm
rm
ep
ep
at

Wilh. Engelmann

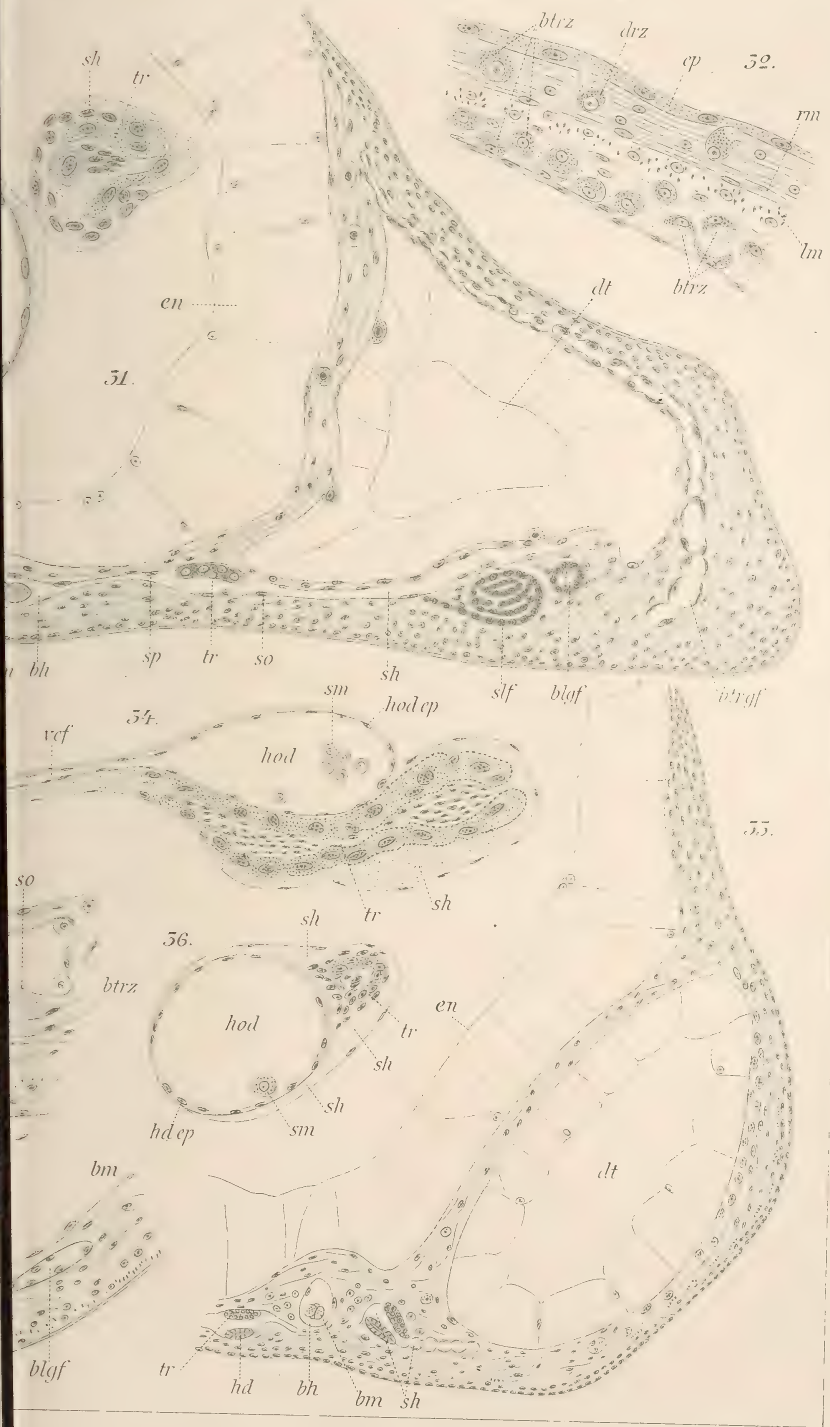


15

sp
sh
so
sh
blaf
shv
sp
cp
slf
so
sp
shh
shv
bh
vd
shh
bm
cp
mäf

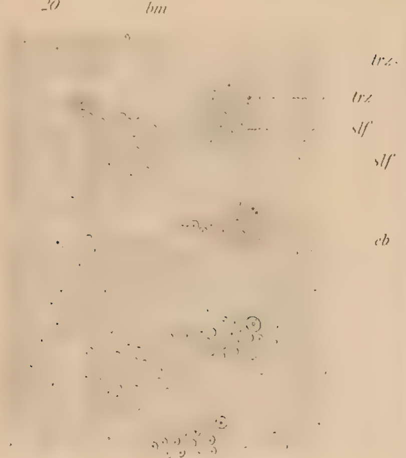

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
btrz
p
sh
so
cp
cc
sp
bm
bh
prt
cn
ung
blgf
trz
ov
ovc
ovk
slf
shh
shv

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

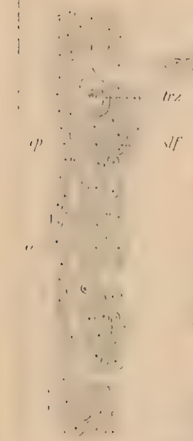

31.
32.
33.
34.
36.
sh
tr
en
btrz
drz
ep
rm
lm
btrz
dt
bh
sp
tr
so
sh
slf
blgf
btrgf
sm
hod ep
vcf
hod
sh
tr
so
btrz
sh
hod
tr
sh
sh
hd ep
sm
en
dt
bm
blgf
tr
hd
bh
bm
sh

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

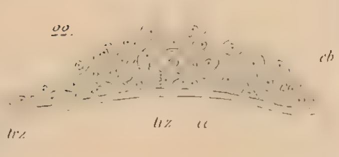
20.


bm
trz
trz
slf
slf
cb

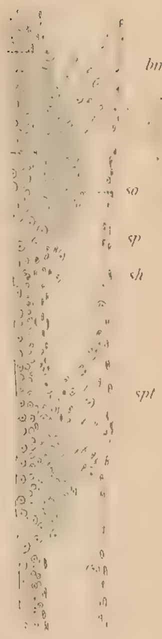
21.



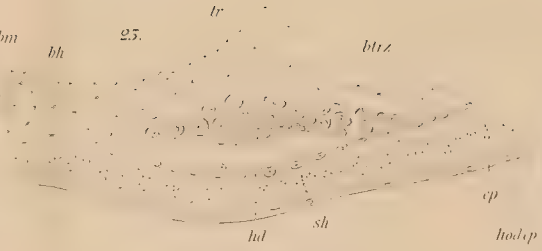
22.



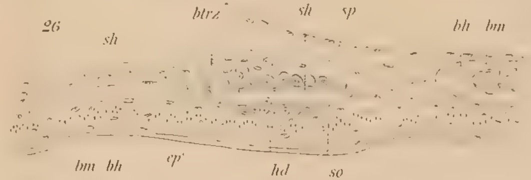
23.


bm
so
sp
sh
spt

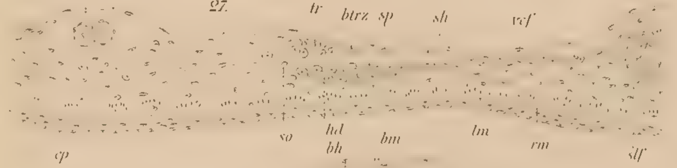
25.


tr
bh
btrz
cp
hd
sh
hod cp

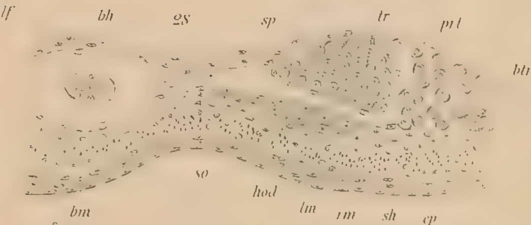
26.


sh
btrz
sh
sp
bh
bm
hod
bm
bh
cp
hd
so

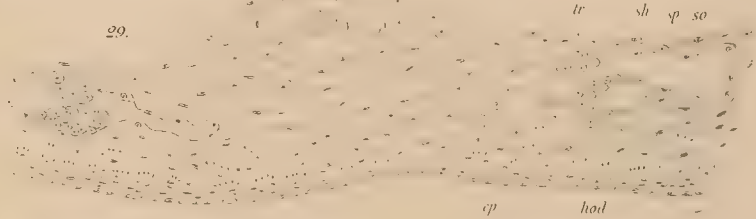
27.


tr
btrz
sp
sh
vef
so
hd
bh
bm
lm
rm
slf
cp

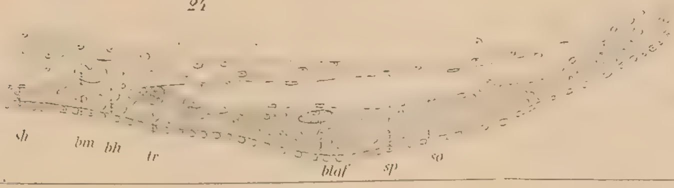
28.


bh
sp
tr
prt
btrz
so
hod
bm
lm
rm
sh
cp

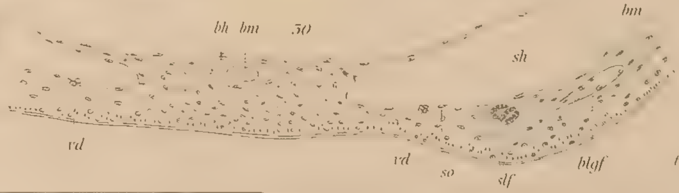
29.


tr
sh
sp
so
btrz
cp
hod

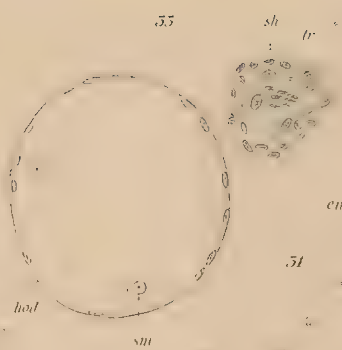
24.


sh
bm
bh
tr
blaf
sp
so

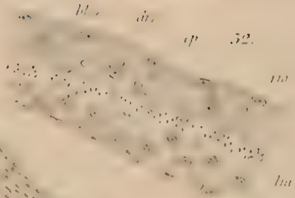
30.


bh
bm
bm
sh
vd
vd
so
slf
blgf
tr

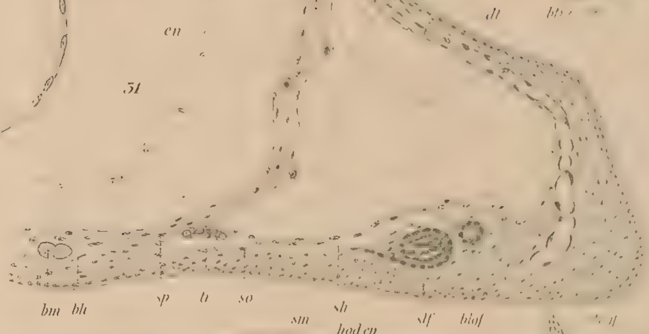
33.



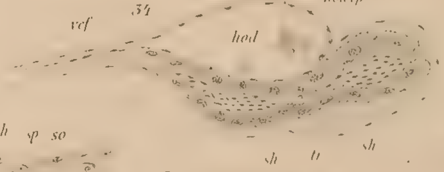
32.



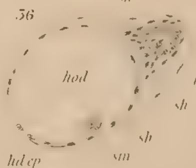
31.


cn
dt
btr
bm
bh
sp
tr
so
sm
sh
hod cp
slf
blaf

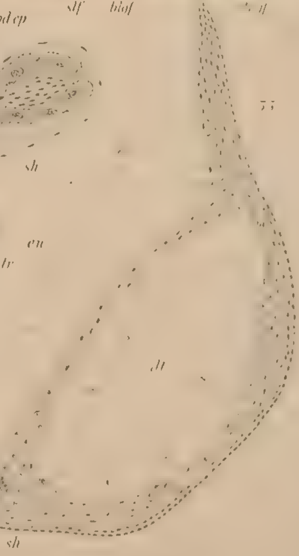
34.


vef
hod
sh
tr
sh

36.


btrz
hod
cn
tr
sh
sh
hd cp
sm

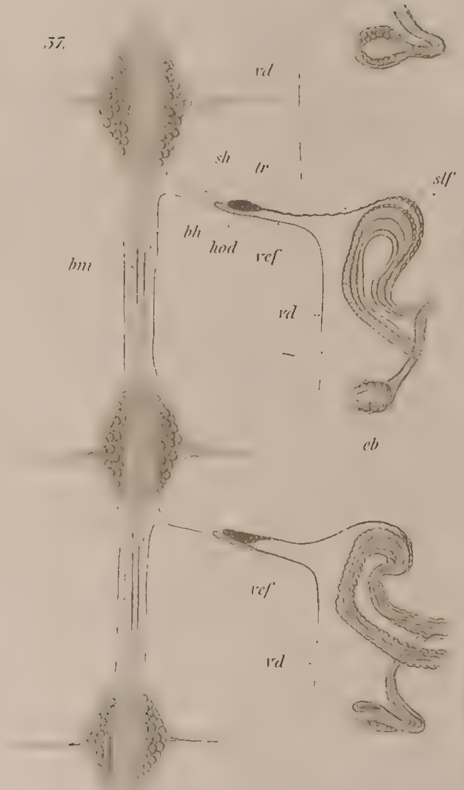
35.


dt
hd
bh
bm
sh

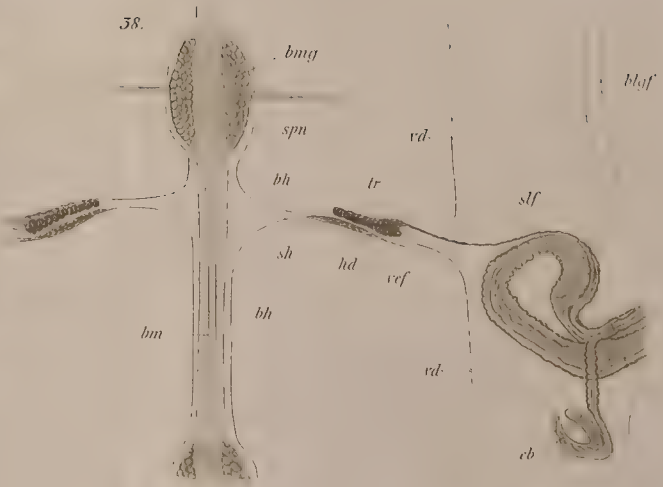
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

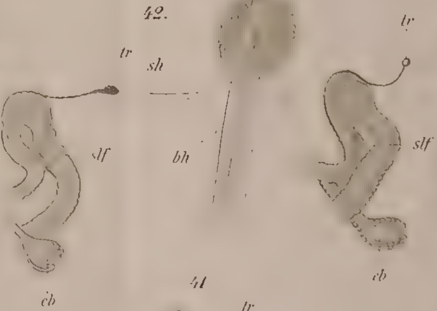
37.


vd
sh
tr
slf
bh
hod
vcf
vd
bm
cb
vcf
vd

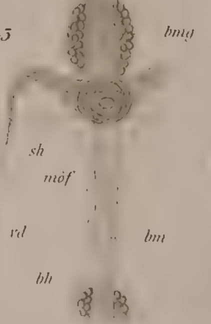
38.


bmg
blgf
spn
vd
bh
tr
slf
sh
hd
vcf
bm
bh
vd
cb

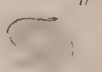
42.


tr
sh
slf
cb
bh
tr
slf
cb

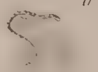
43


bmg
sh
möf
vd
bm
bh

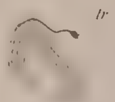
39



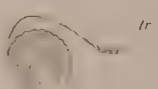
40



41



44.



[illegible]

Fig. 8.

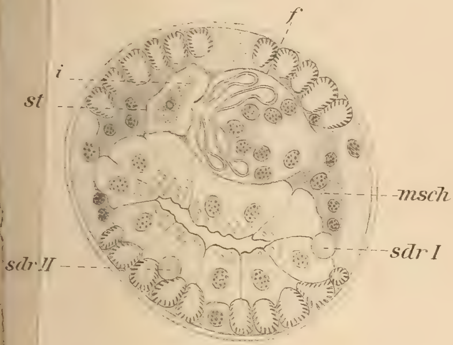

f
i
st
msch
sdr I
sdr II

Fig. 11.

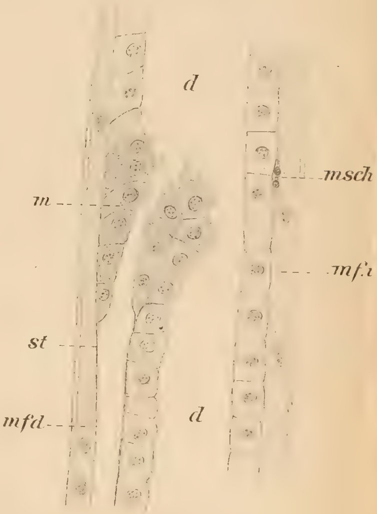

d
msch
m
mfv
st
mfd
d

Fig. 9.

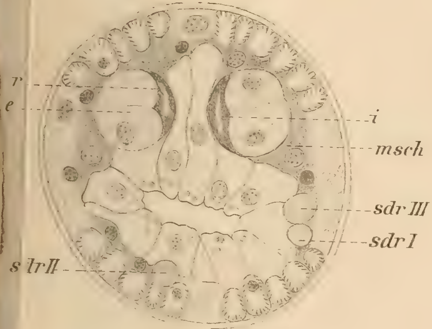

r
e
i
msch
sdr III
sdr I
sdr II

Fig. 12.

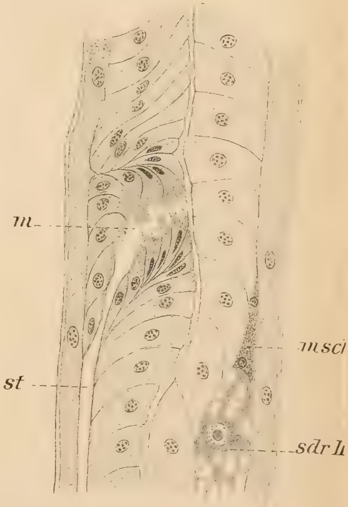
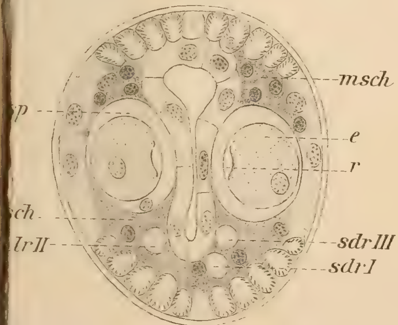

m
msc
st
sdr I

Fig. 10.


msch
sp
e
r
ch
lr II
sdr III
sdr I

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 1.

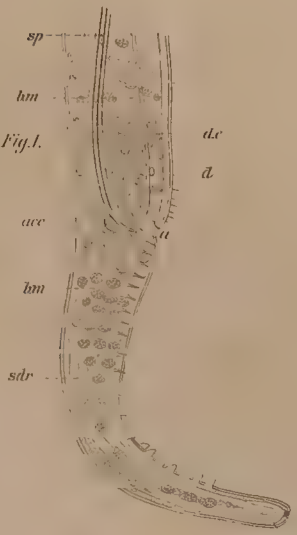

sp
bm
d.c
d
acc
a
bm
sdr

Fig. 2.

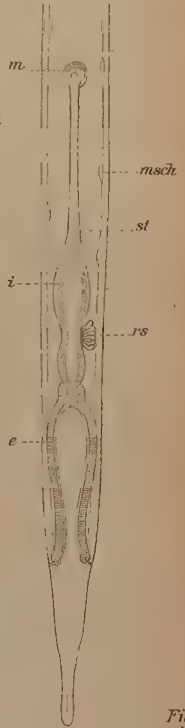

m
msch
st
i
rs
e

Fig. 3.

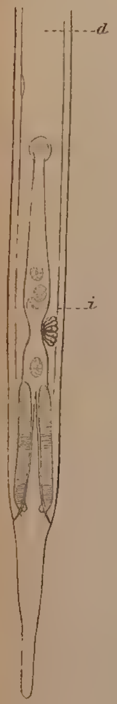


Fig. 4.

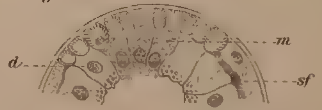


Fig. 5.

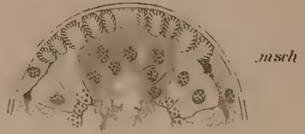


Fig. 6.

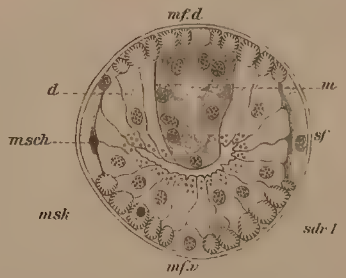

mf.d
d
m
msch
sf
msk
sdr I
mf.v

Fig. 7.

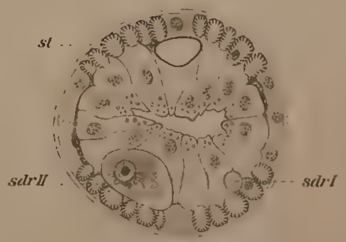

st
sdr II
sdr I

Fig. 8.

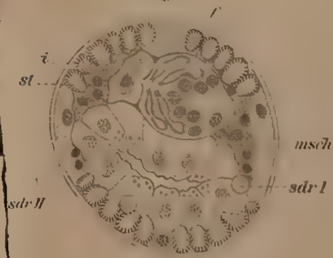

f
i
st
msch
sdr I
sdr II

Fig. 9.

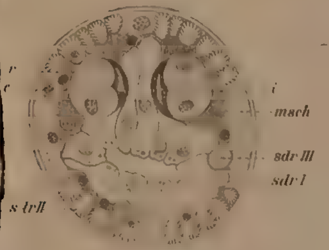

r
e
i
msch
sdr III
sdr I
s tr II

Fig. 10.

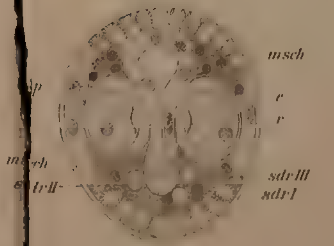

msch
p
e
r
sdr III
sdr I
s tr II

Fig. 11

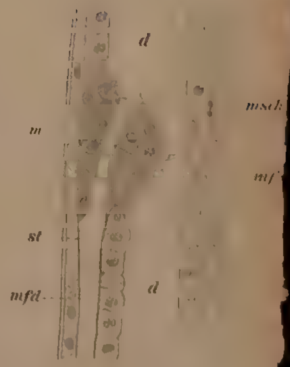

d
msch
m
mf
st
mfd
d

Fig. 12.

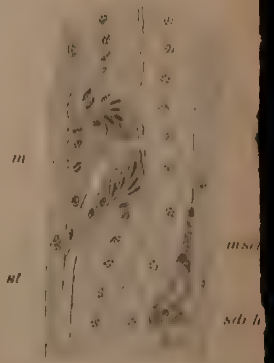


Fig. 13.

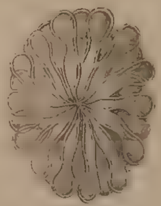


Fig. 14.

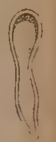
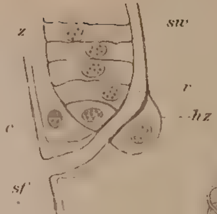


Fig. 15.



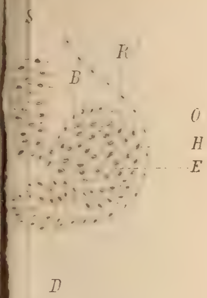


Fig.13.

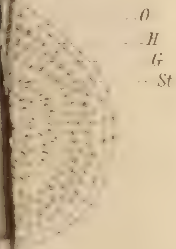
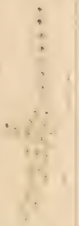
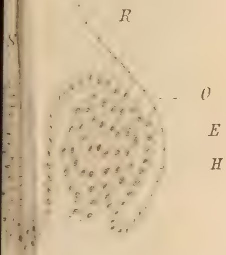


Fig.1





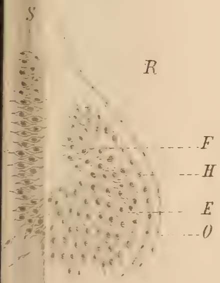


Fig. 2.

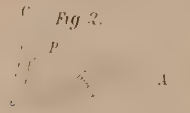


Fig. 3.

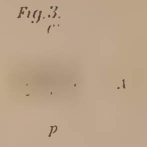


Fig. 1.

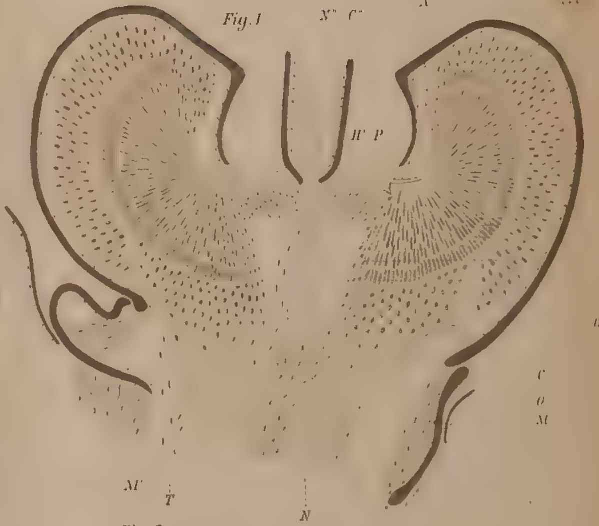

N
C
H
P
M
T
N
C
O
M

Fig. 8.

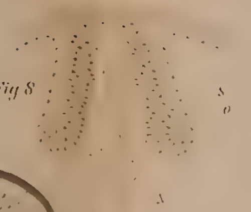


Fig. 9.

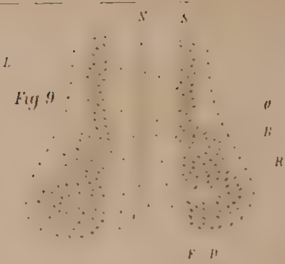


Fig. 10.

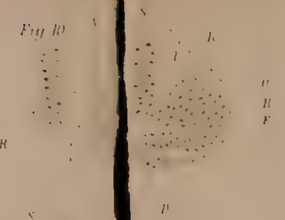


Fig. 11.

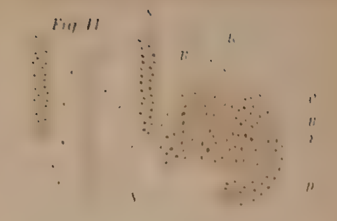


Fig. 12.

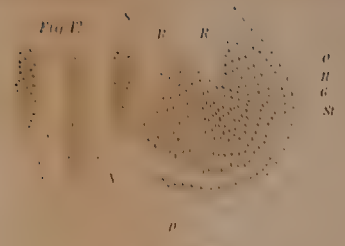


Fig. 7.

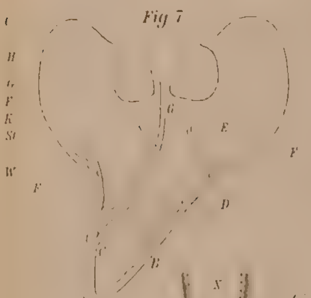

C
H
G
F
K
St
W
F
N
G
E
F
D
B
A

Fig. 13.

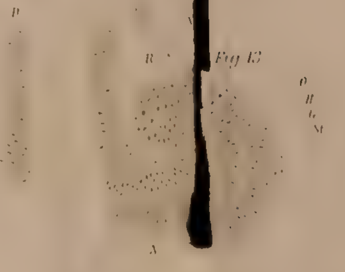


Fig. 14.

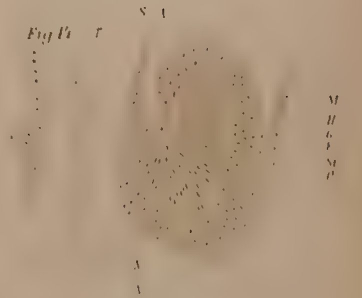


Fig. 15.

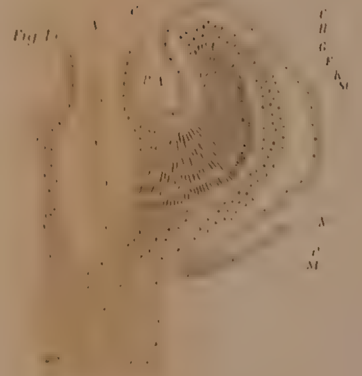

C
C
H
G
F
K
St
A
M

Fig. 5.

Fig. 6.

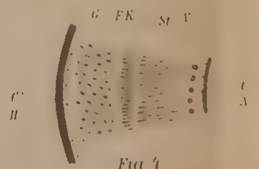

G
FK
St
N
C
H
C
A

Fig. 4.

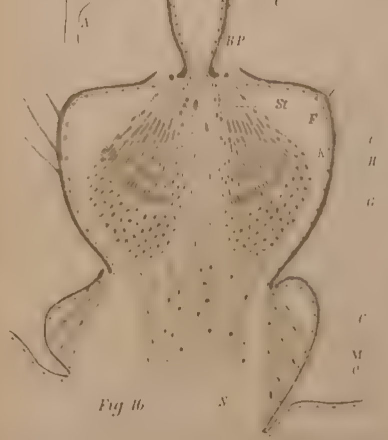

N
C
RP
St
F
K
C
H
G
C
M
O
N

Fig. 16.

Fig. 17.

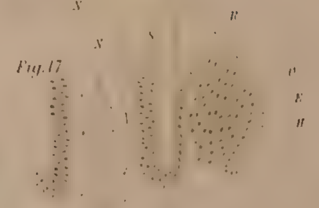


Fig. 18.

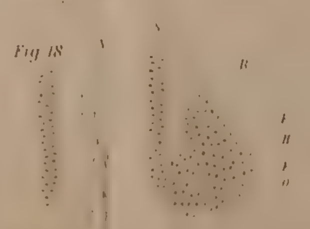


Fig. 19.

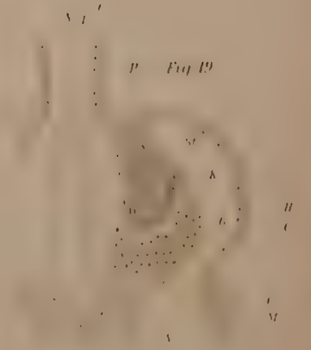


Fig. 20.

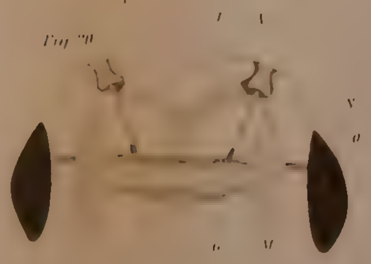


Fig. 21.

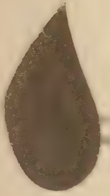


Fig. 22.

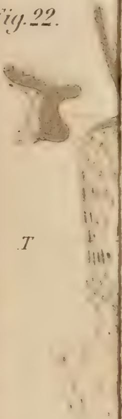


Fig. 28.

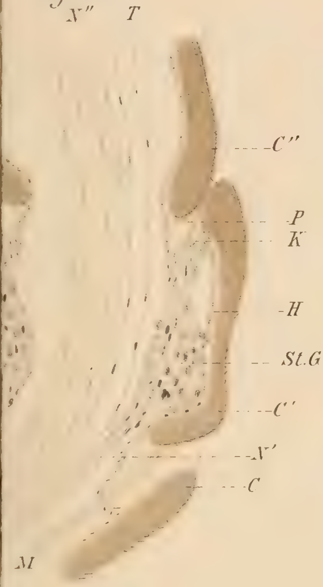

N''
T
C''
P
K
H
St.G
C'
N'
C
M

Fig. 29.

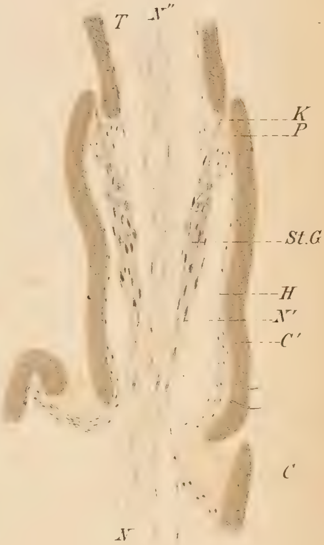

T
N''
K
P
St.G
H
N'
C'
C
N

Fig. 27.

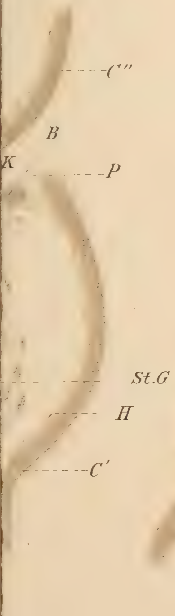
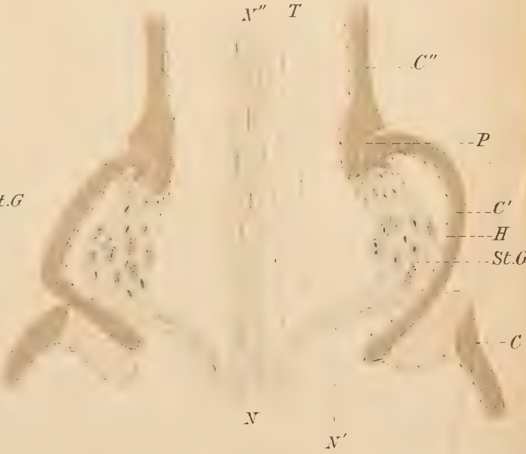


Fig. 30.


N''
T
C''
P
C'
H
St.G
C
N
N'

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 21.

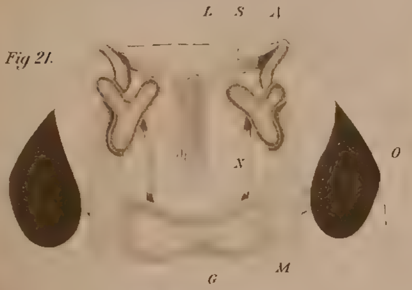


Fig. 25.

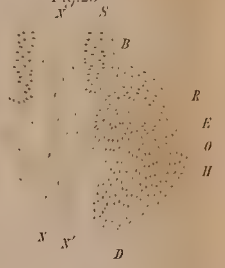

N'
S
B
R
E
O
H
N
N'
D

Fig. 26.

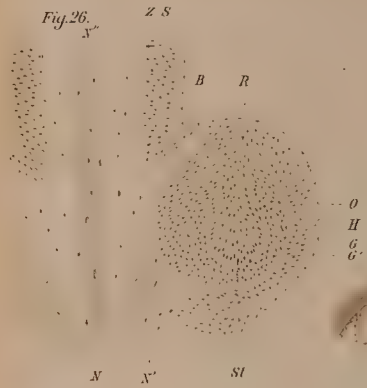

N''
Z S
B
R
O
H
G
G'
N
N'
St

Fig. 28.

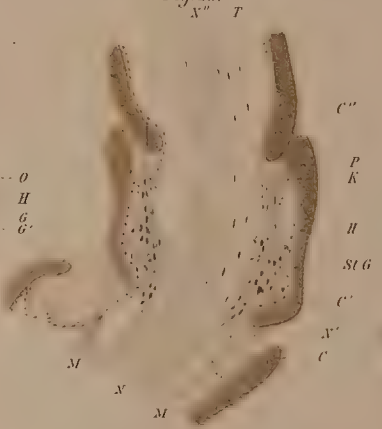

N''
T
C''
P
K
H
St G
C'
N'
C
M
N
M

Fig. 29.

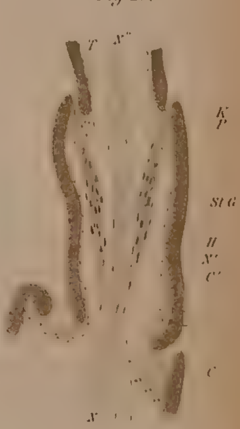

T
N''
K
P
St G
H
N'
C'
C
N

Fig. 22.

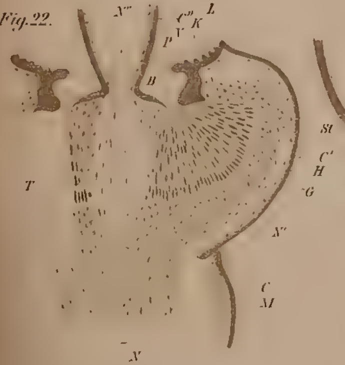

N''
C''
K
L
P
B
T
St
C'
H
G
N''
C
M
N'

Fig. 23.

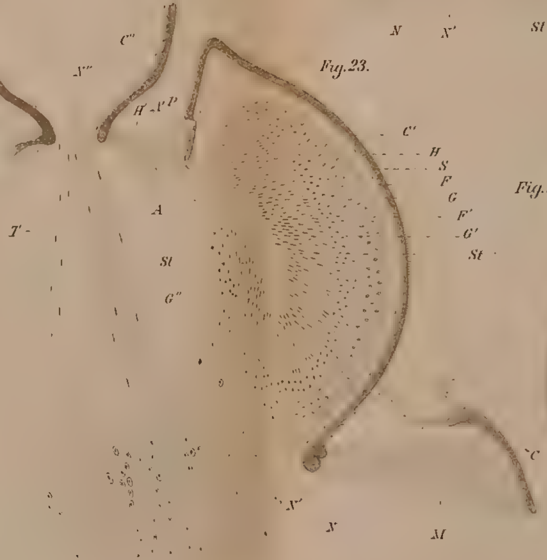

C''
N''
H
N'
P
T'
A
St
G''
C'
H
S
F
G
F'
G'
St
C
N'
N
M

Fig. 24.

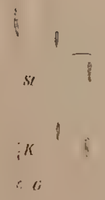


Fig. 27.

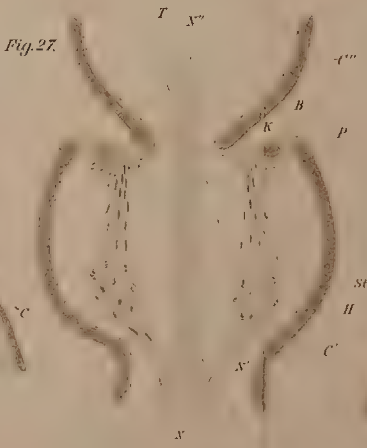
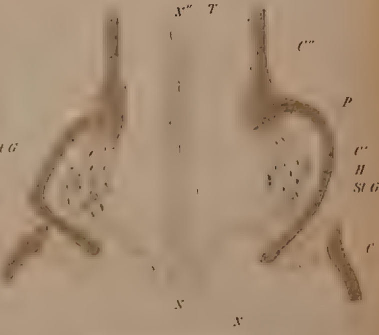
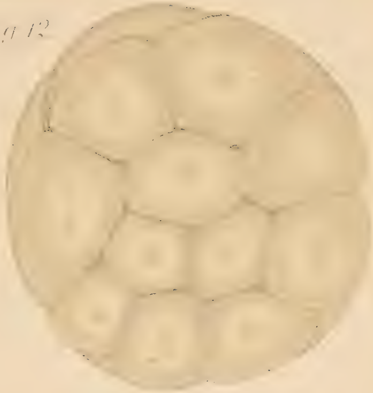

T
N''
C''
B
K
P
St G
H
C'
N'
N

Fig. 30.


N''
T
C''
P
C'
H
St G
C
N
N

Wilh. Engelmann

Fig 13



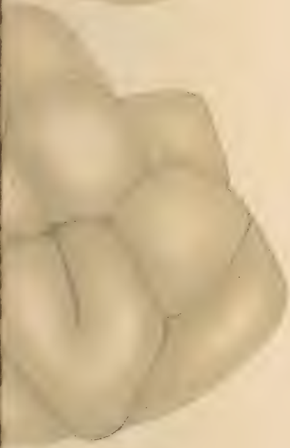
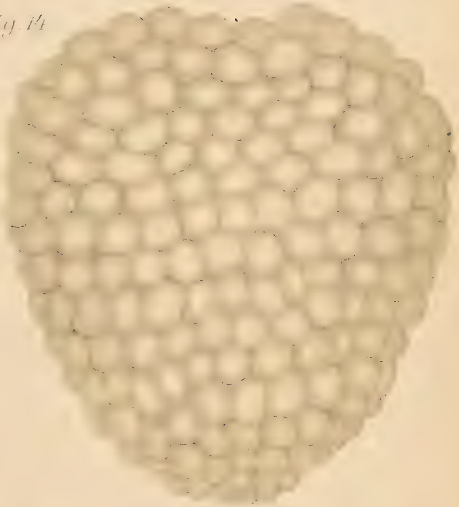


Fig. 14



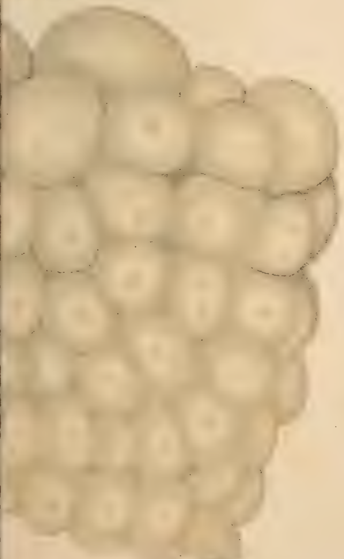


Fig 15

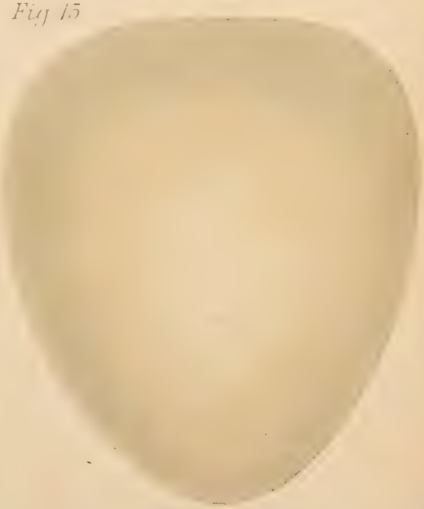


Fig 1

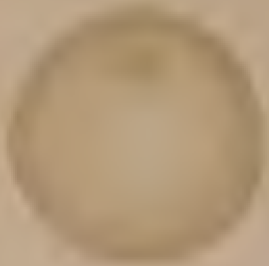


Fig 3

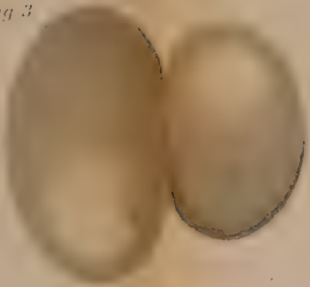


Fig 7

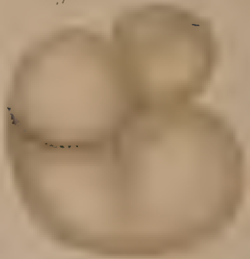


Fig 10

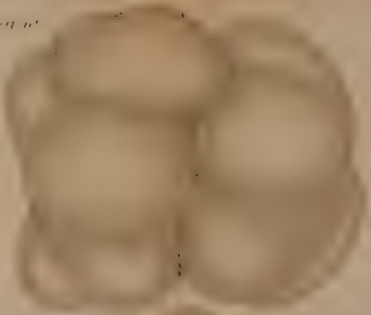


Fig 12

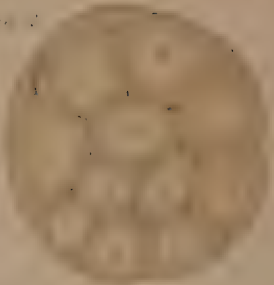


Fig 4.

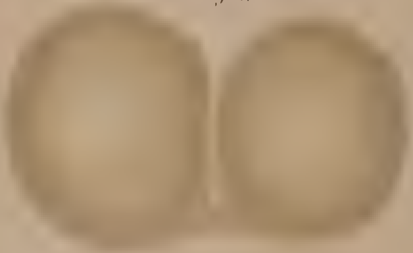


Fig. 5

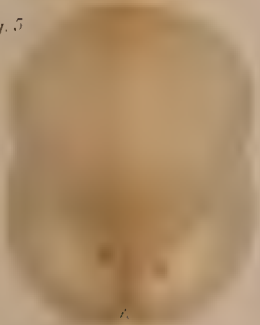


Fig 8

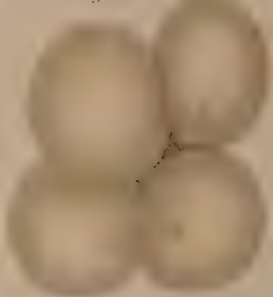


Fig 11

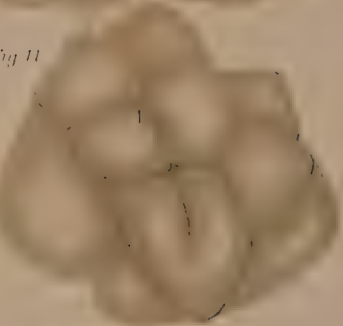


Fig 14

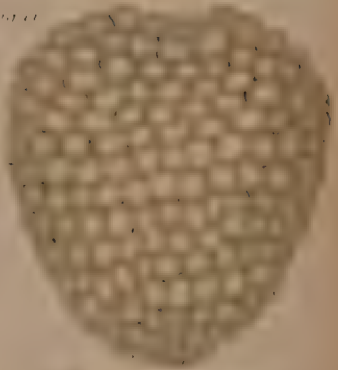


Fig. 2

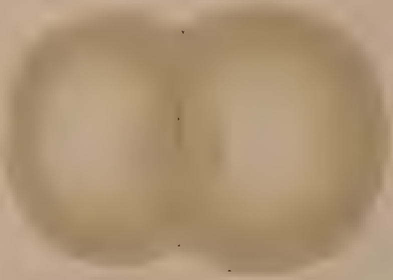


Fig 6

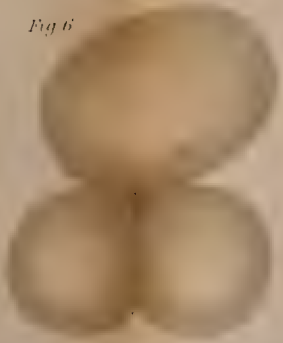


Fig 9

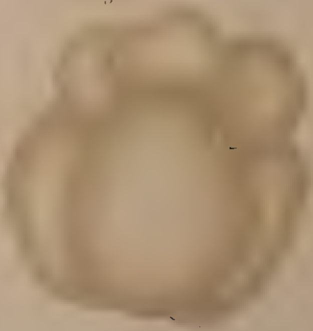


Fig 13

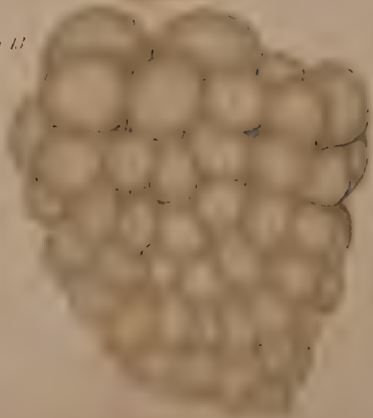
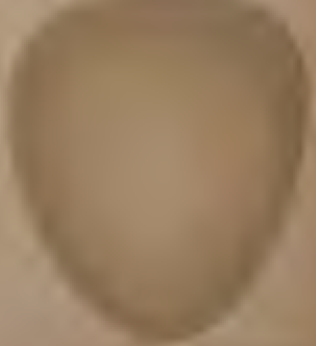


Fig 15



Wilh Engelmann

Taf. XXXIII.

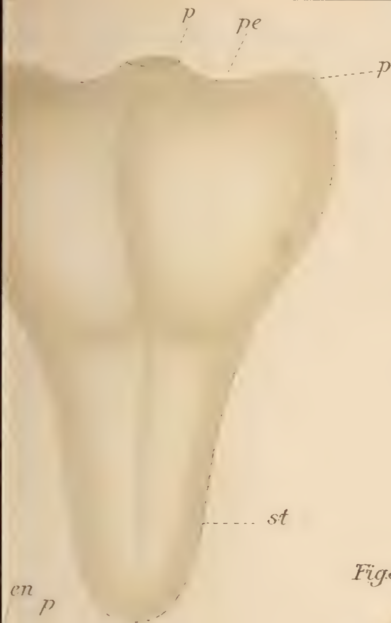
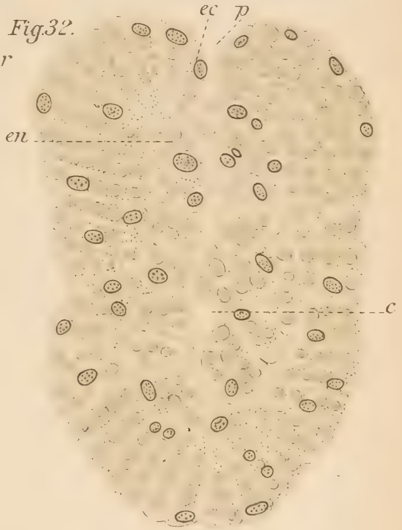


Fig. 32.



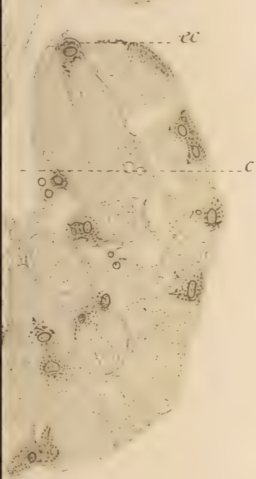


Fig. 33.

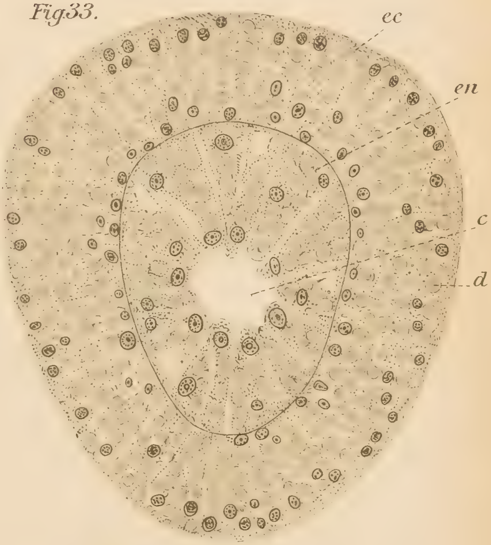
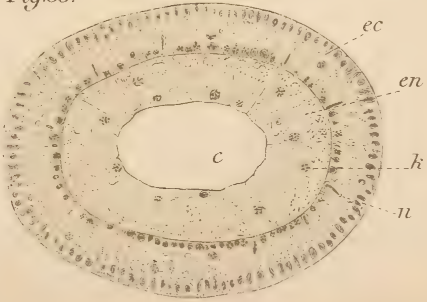


Fig. 35.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 21.

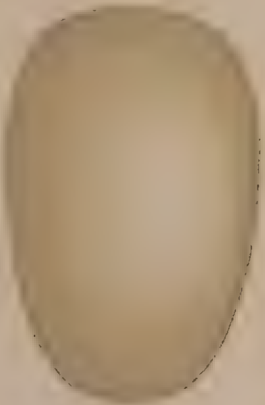


Fig. 23.

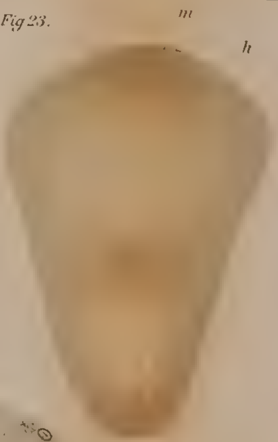


Fig. 22.

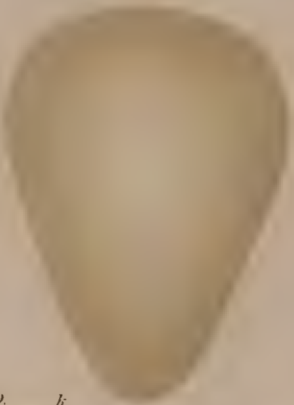


Fig. 24.

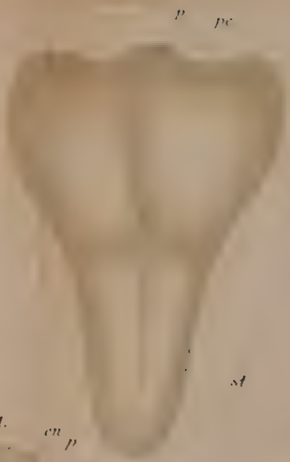


Fig. 32.

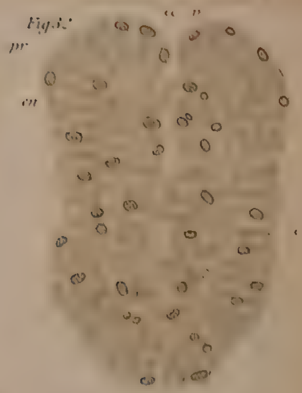


Fig. 25.

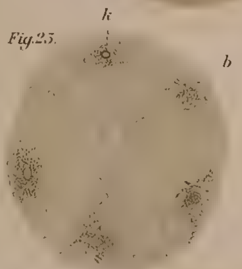


Fig. 27.

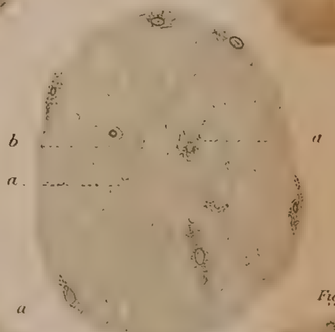


Fig. 30.

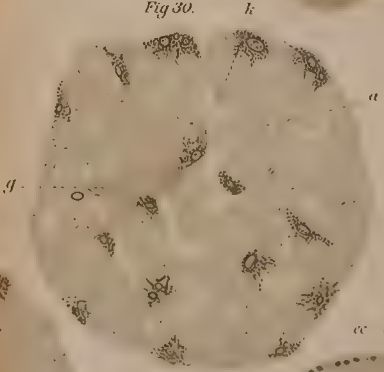


Fig. 31.

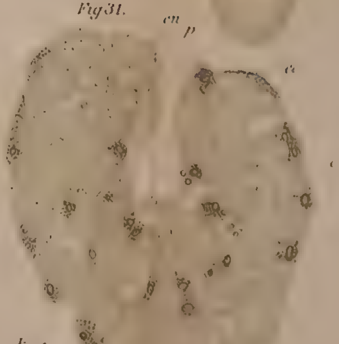


Fig. 33.

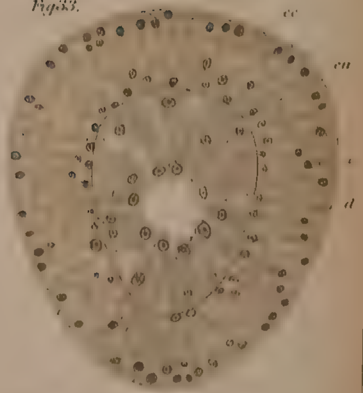


Fig. 26.

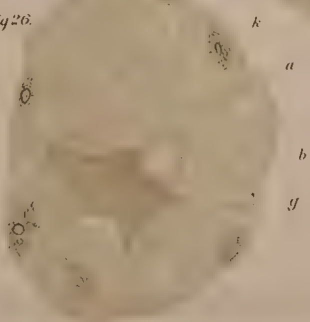


Fig. 28.

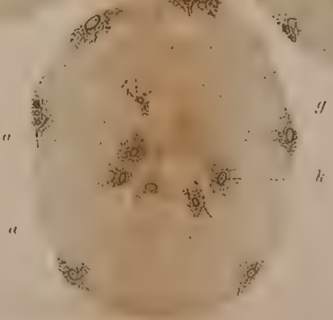


Fig. 34.

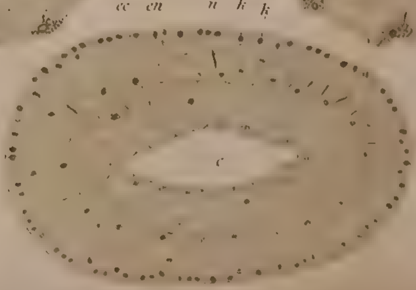
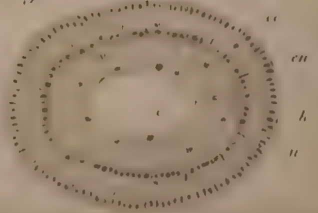


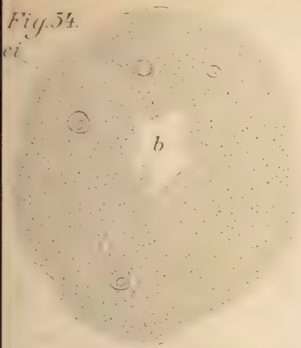
Fig. 35.



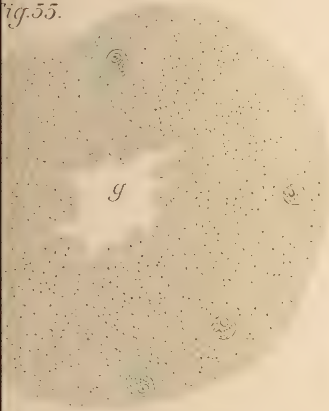
Ida H. Hyde gez.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig

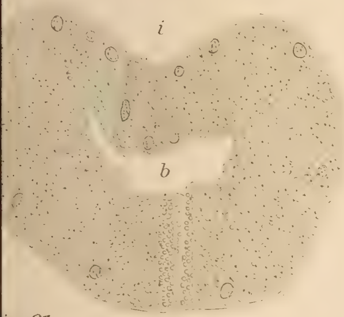
Fig.54.



ig.55.



56.



ig.61.

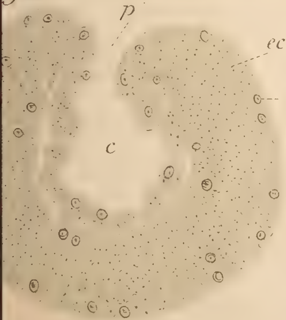


Fig.58.

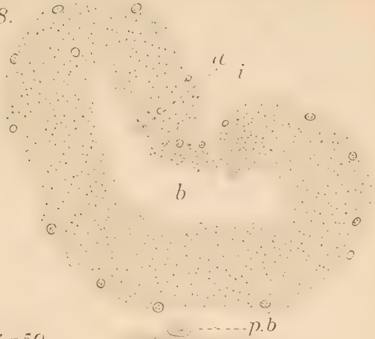


Fig.59.

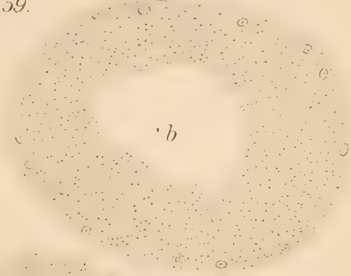


Fig.60.

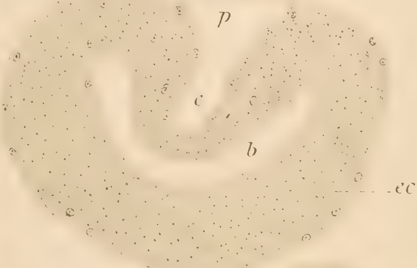


Fig.57.

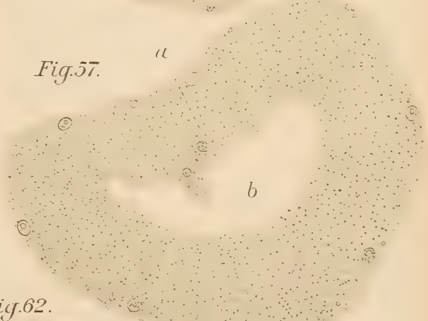


Fig.62.

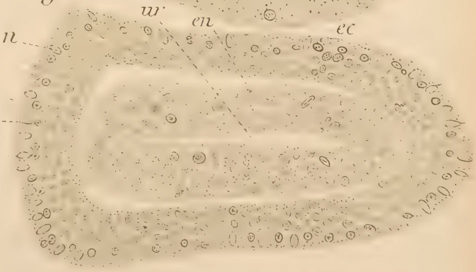


Fig. 36.

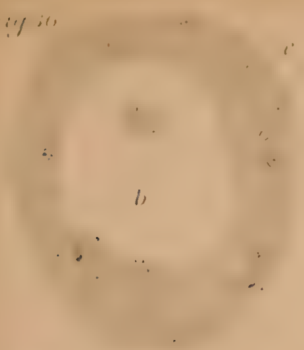


Fig. 37.

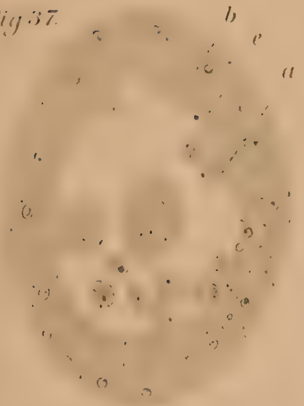


Fig. 38.

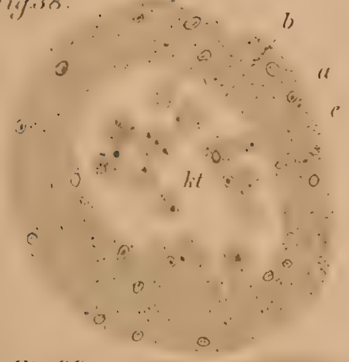


Fig. 39.

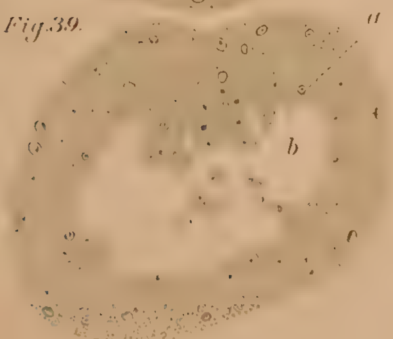


Fig. 40.

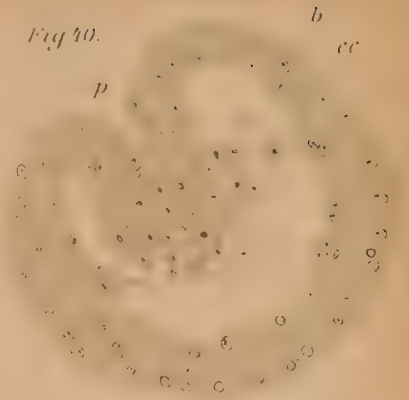


Fig. 41.

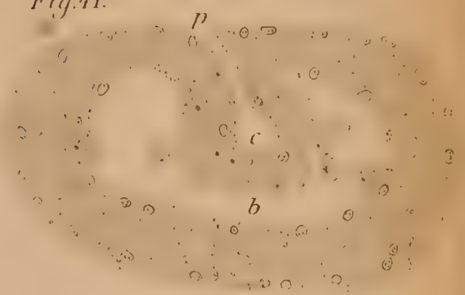


Fig. 42.

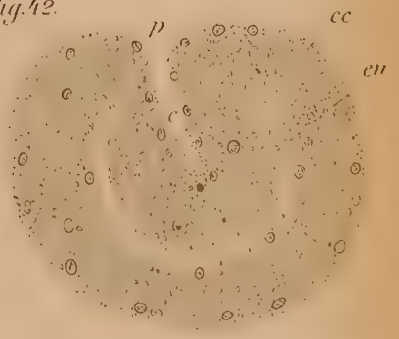


Fig. 43.

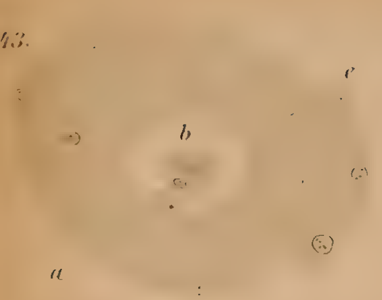


Fig. 44.

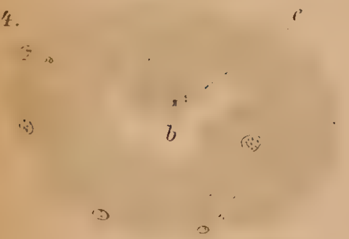


Fig. 45.

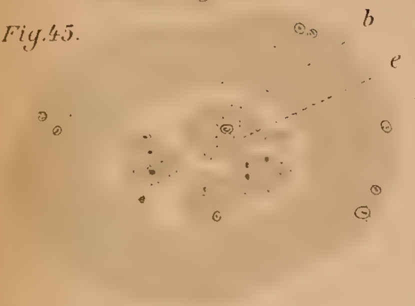


Fig. 46.

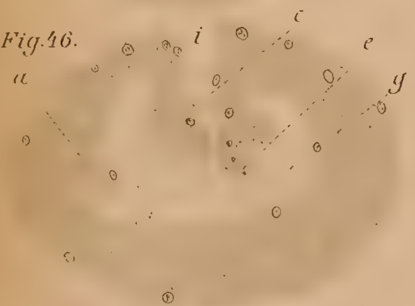


Fig. 47.

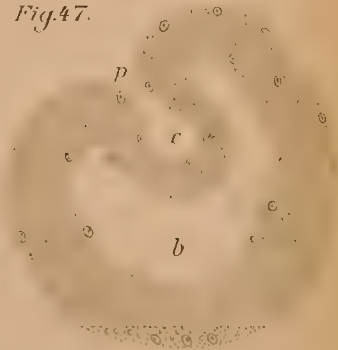


Fig. 48.

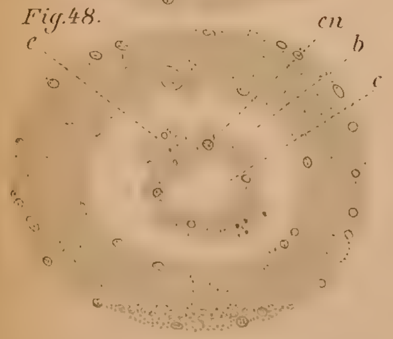


Fig. 49.

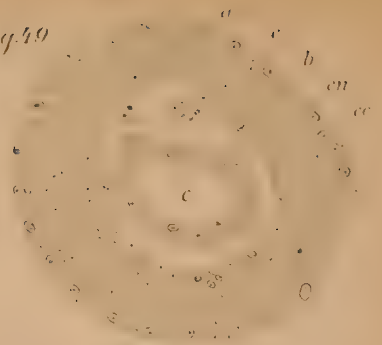


Fig. 50.

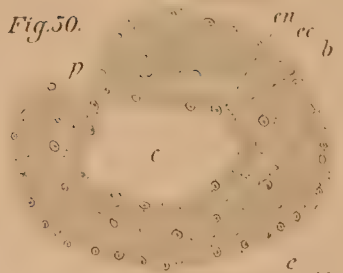


Fig. 51.

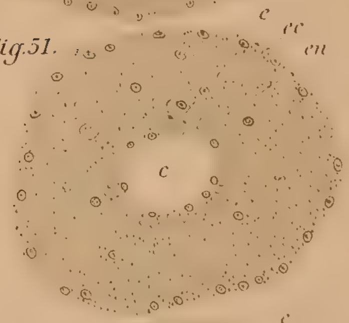


Fig. 52.

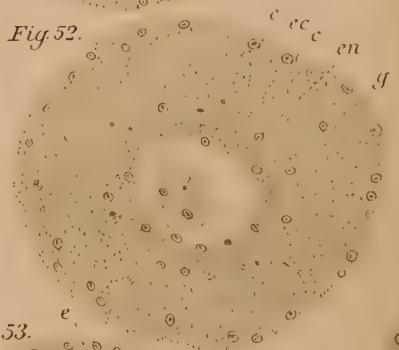


Fig. 53.

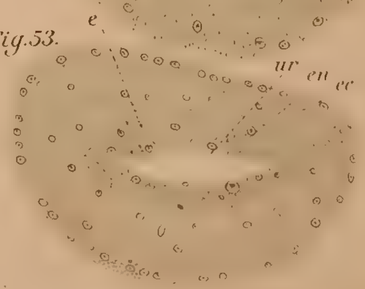


Fig. 54.

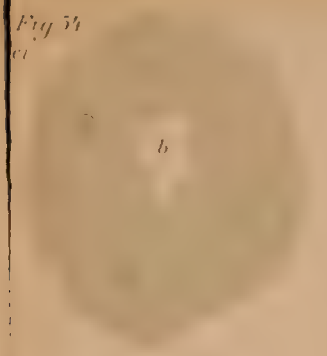


Fig. 55.

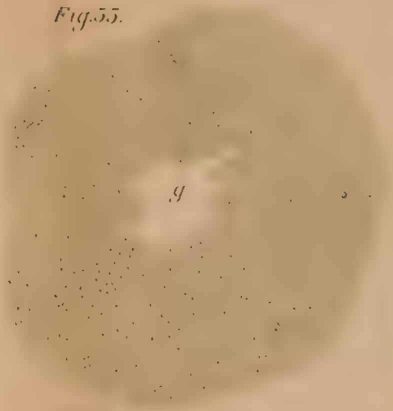


Fig. 56.

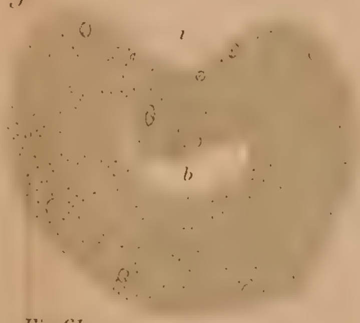


Fig. 57.

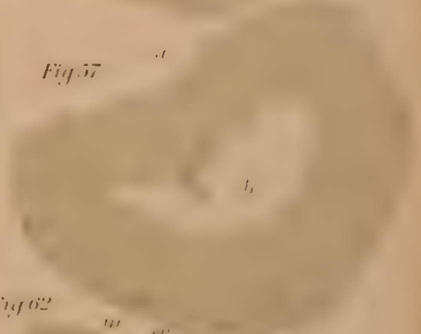


Fig. 58.

Fig. 59.

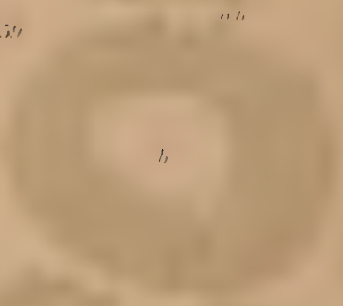


Fig. 60.

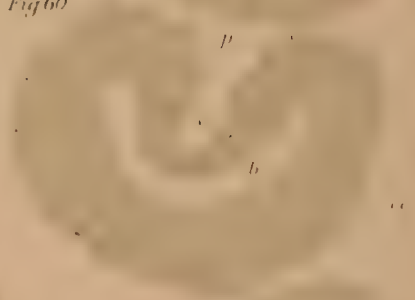


Fig. 61.

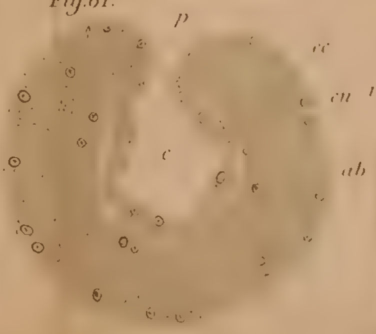
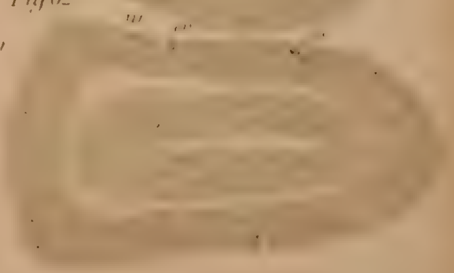


Fig. 62.



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

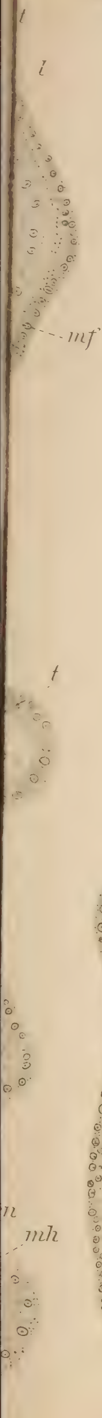


Fig. 75.

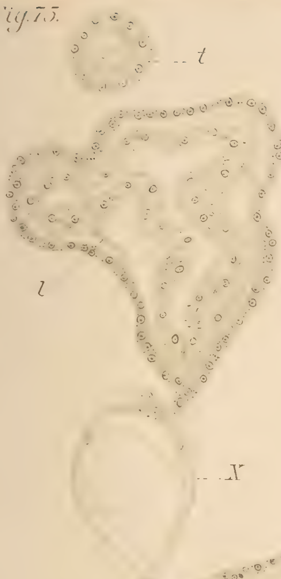


Fig. 76.

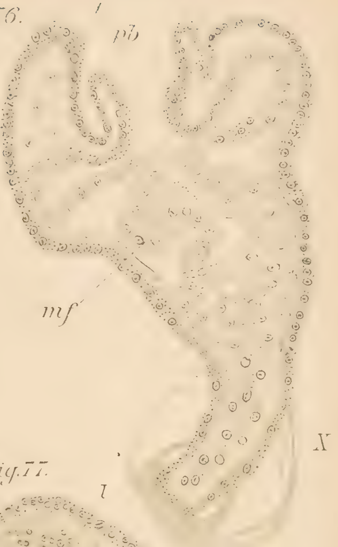


Fig. 77.

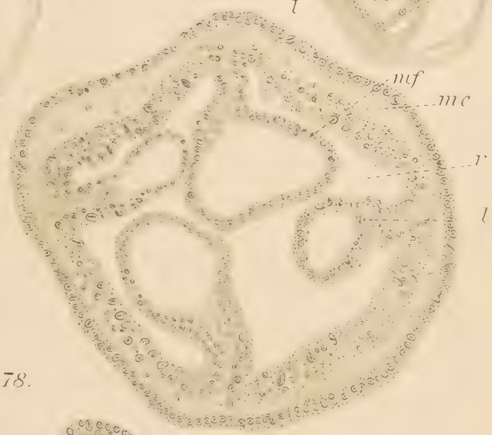


Fig. 78.

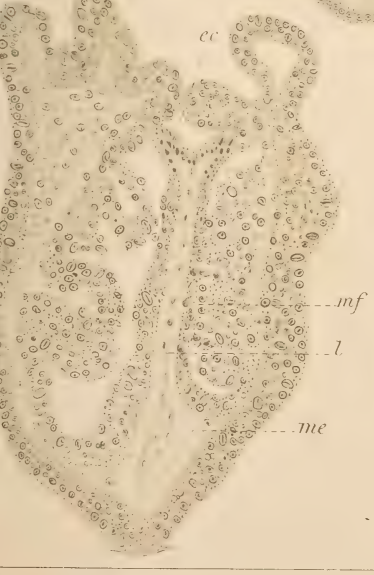


Fig. 79.

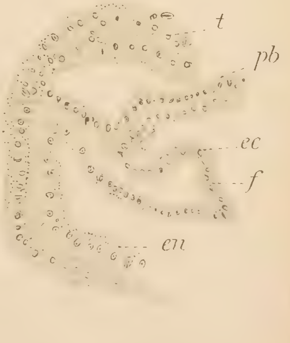


Fig 65

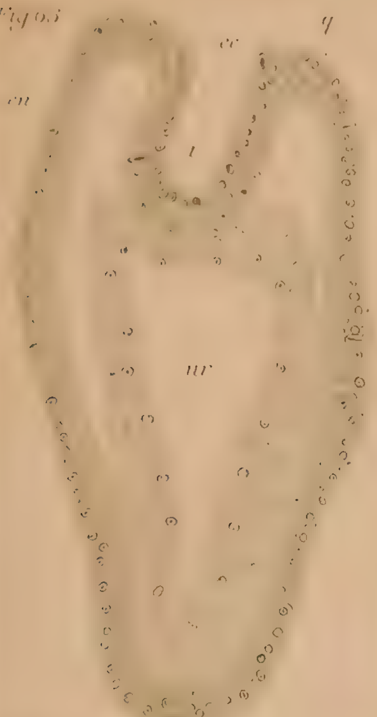


Fig. 64.

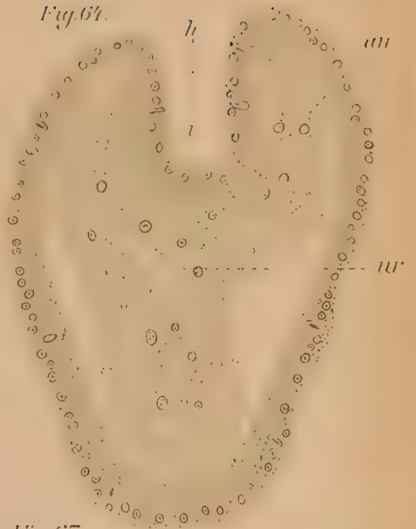


Fig 66

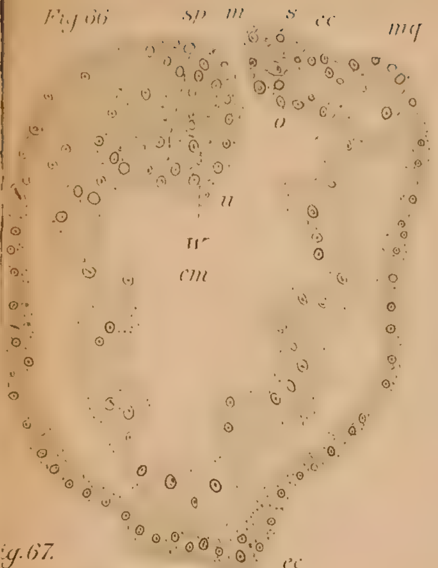

sp
m
s
ec
mq
o
u
w
cm

Fig 74.

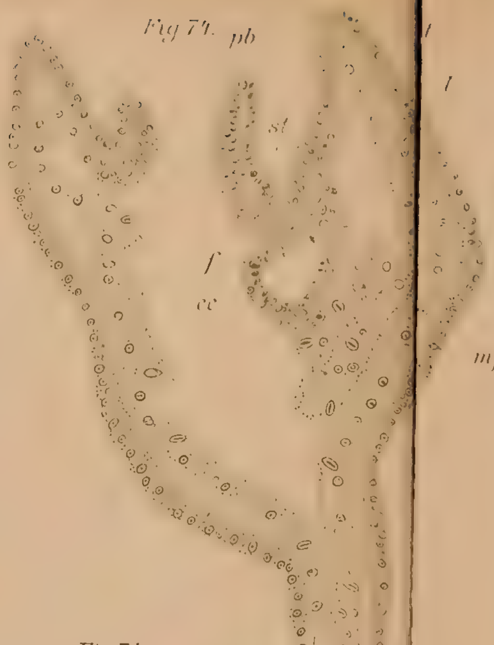

pb
t
st
f
ec
mf

Fig 75

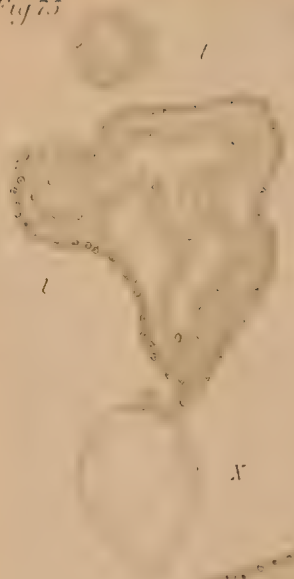


Fig 76

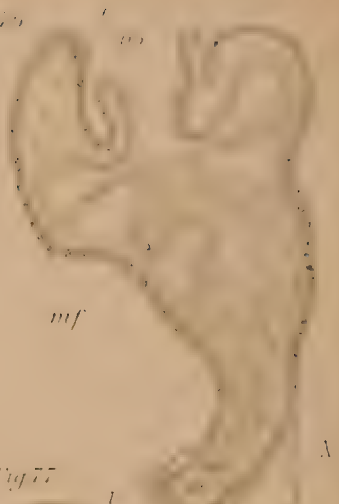


Fig.67.

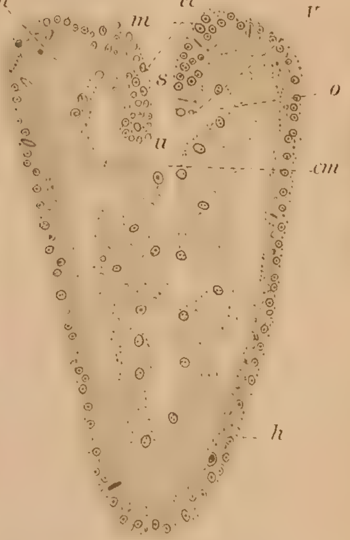

cn
m
ec
v
s
o
u
cm
h

Fig.67.

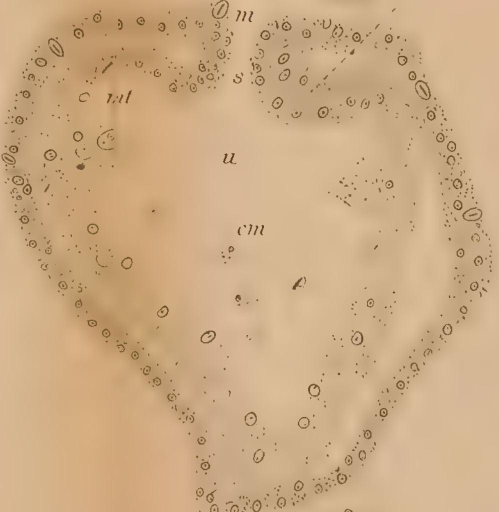

m
ec
s
mt
u
cm
e

Fig. 68.

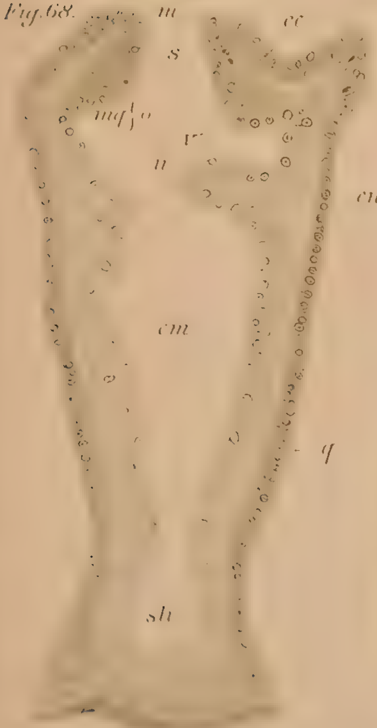

m
ec
s
mq
w
u
cn
cm
q
sh

Fig.69.

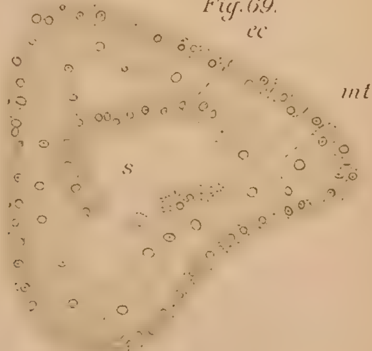


Fig. 70.

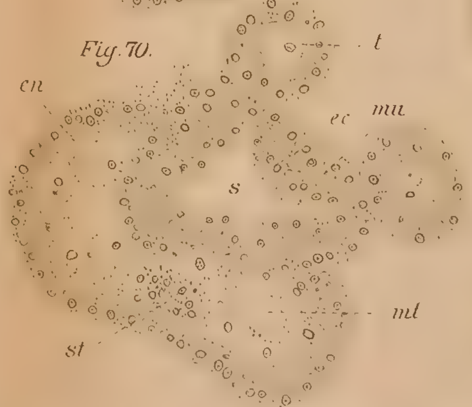

t
cn
ec
mu
s
mt
st

Fig.71.

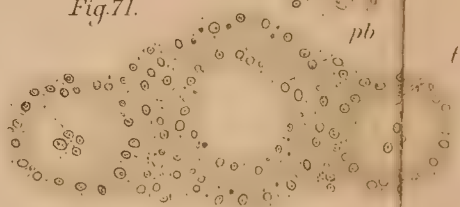


Fig.72

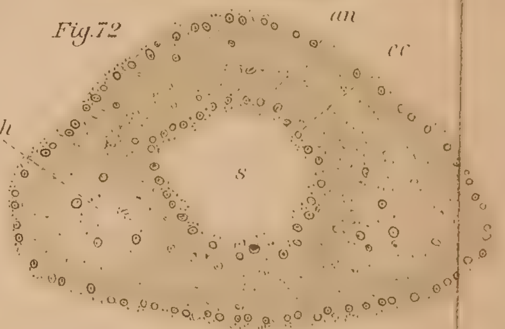


Fig.73.

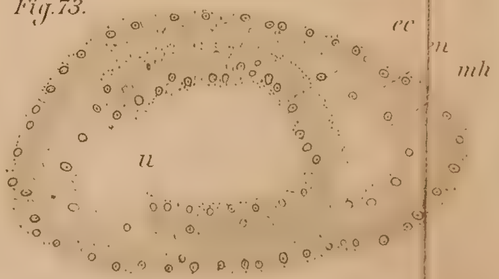


Fig 77

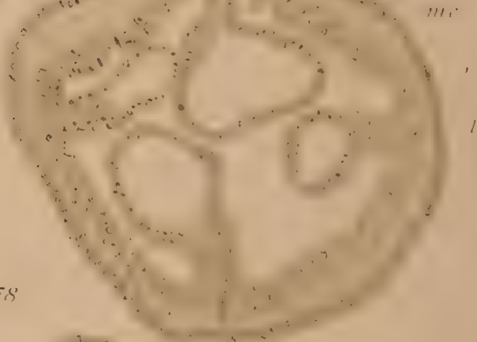


Fig 78

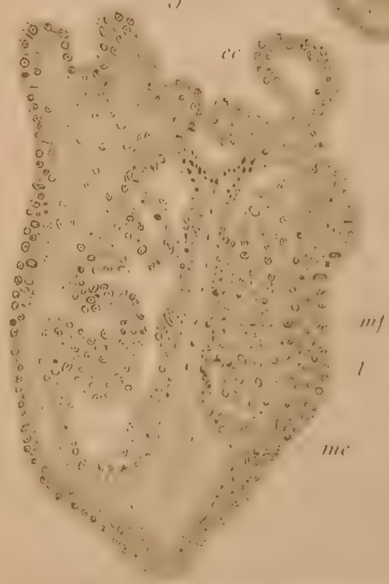
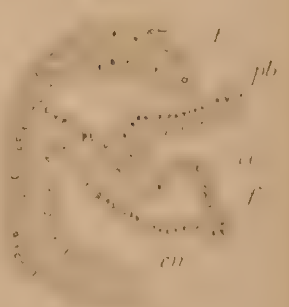


Fig 79



Verlag v Wilh. Engelmann in Leipzig

Fig. 84.

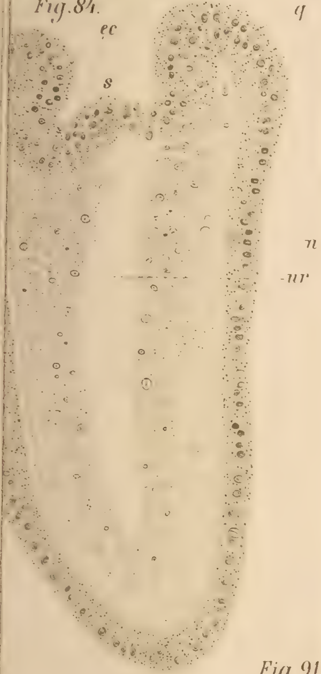


Fig. 85.

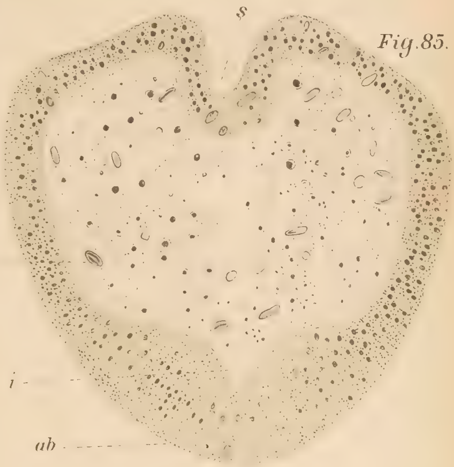


Fig. 91.

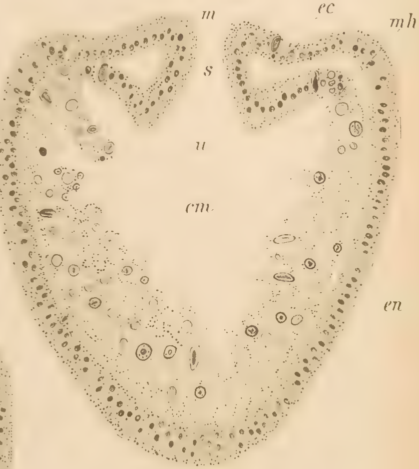

m
ec
mh
s
u
cm
en

Fig. 90.

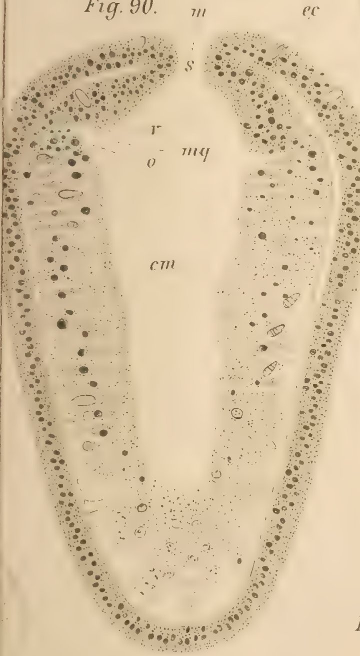
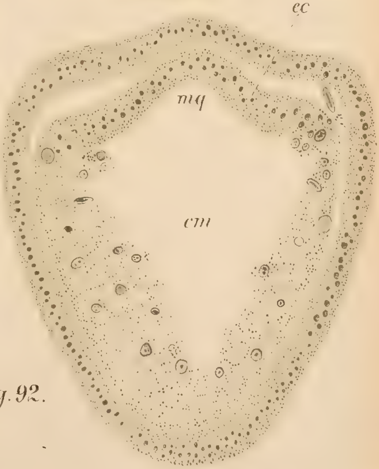

m
ec
s
r
o
mq
cm

Fig. 92.



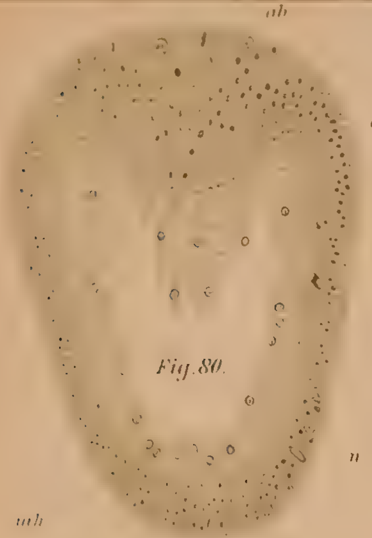


Fig. 80.

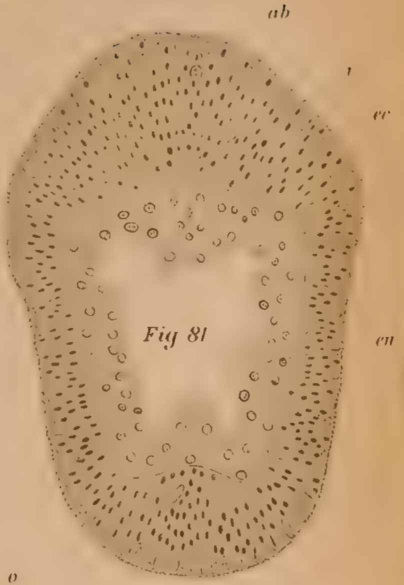


Fig. 81

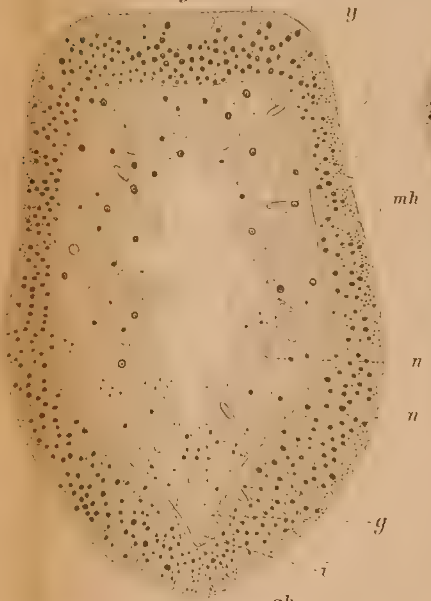
Fig. 82.


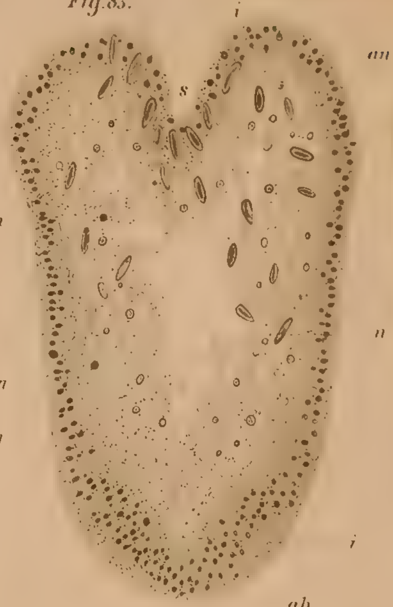
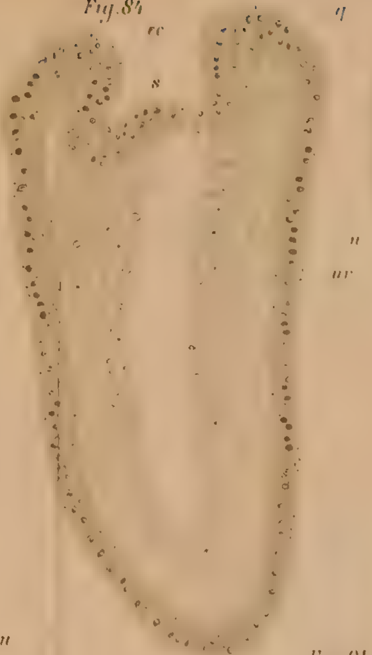
Fig. 83.


Fig. 84.


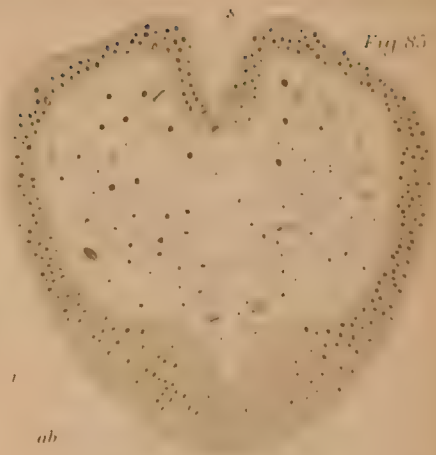


Fig. 85.

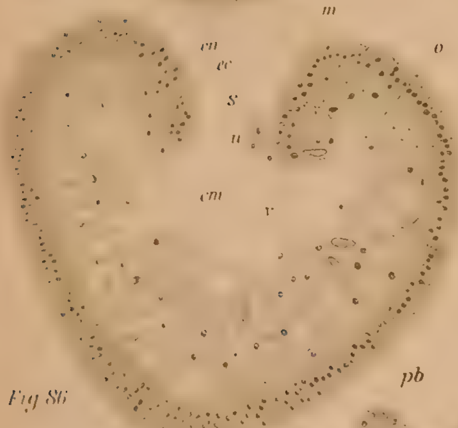


Fig. 86.
mh
m
en
ec
s
u
o
cm
v

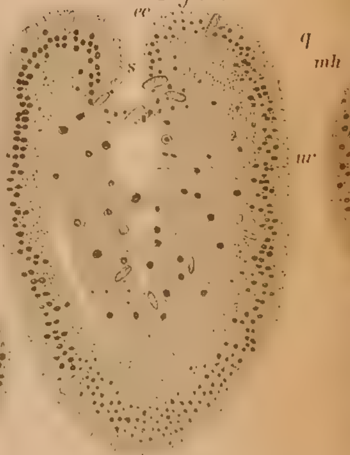
Fig. 87.


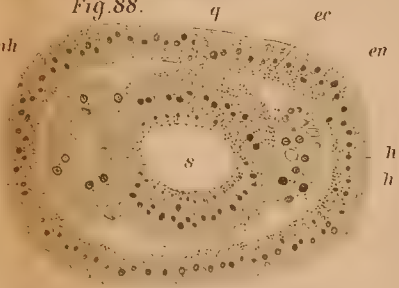
Fig. 88.

q
ab
ec
en
s
h
h

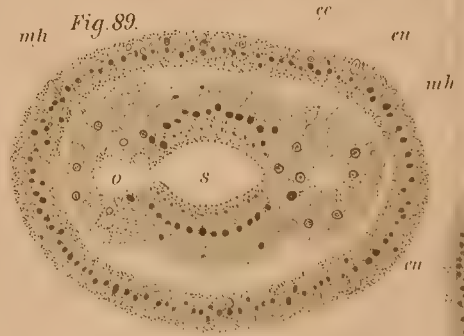
Fig. 89.

mh
ec
en
mh
o
s
en

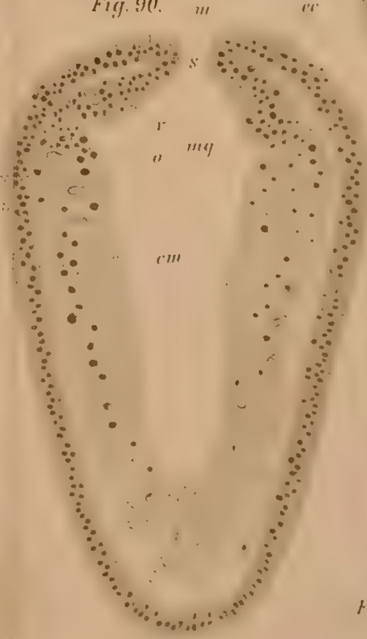
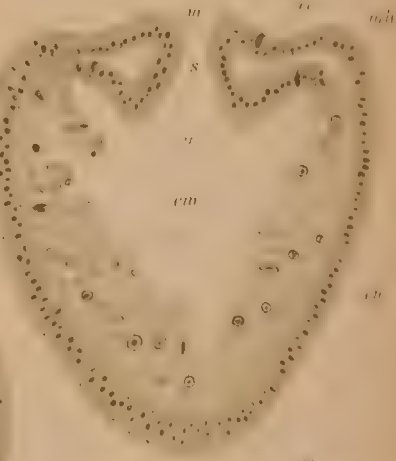
Fig. 90.


Fig. 91.


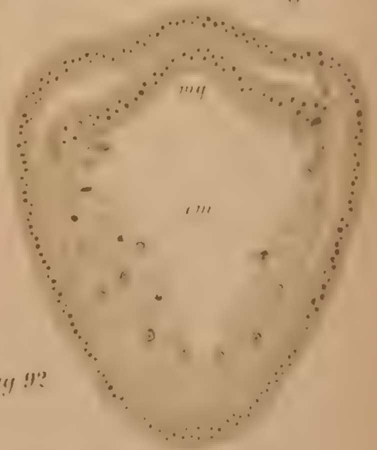


Fig. 92.

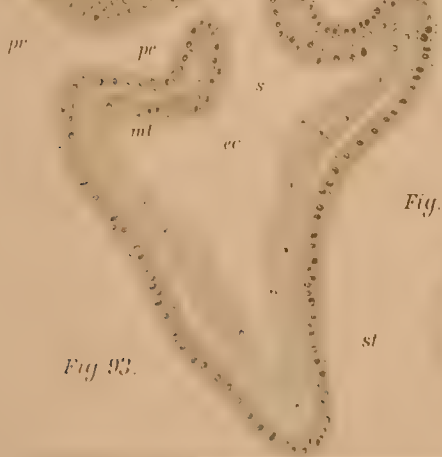


Fig. 93.
pb
pr
pr
s
mt
ec
st

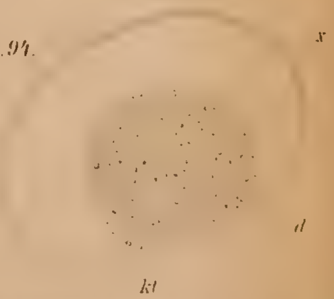
Fig. 94.


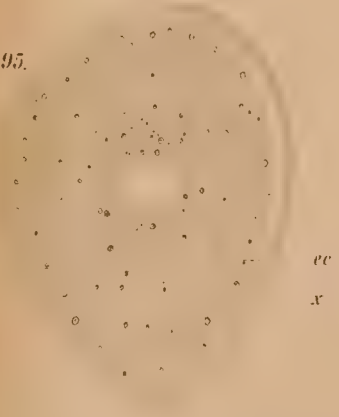
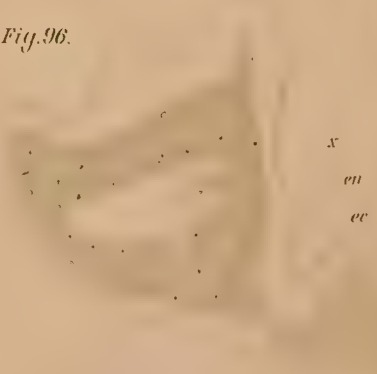
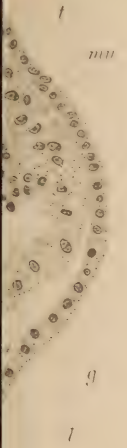
Fig. 95.


Fig. 96.


Wilh. Engelmann



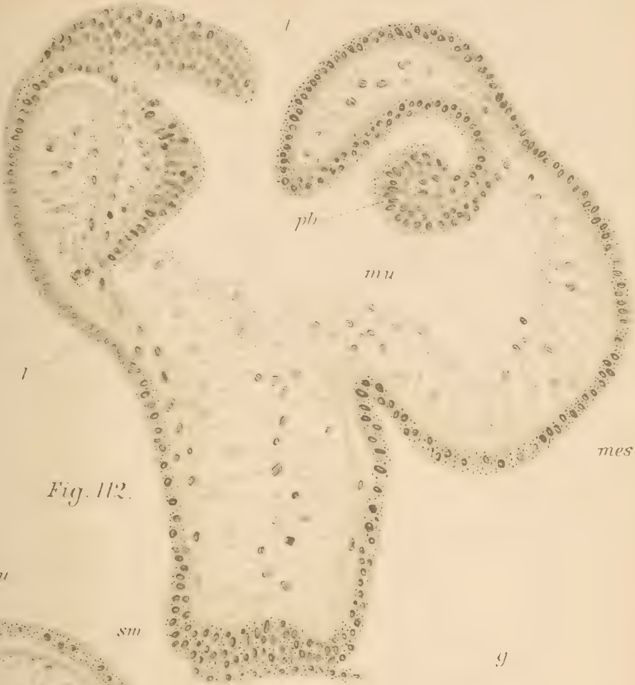
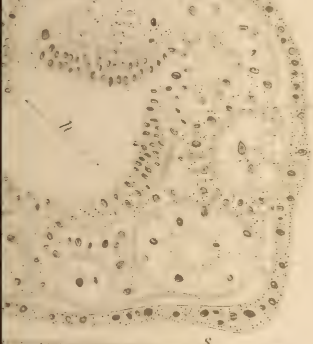


Fig. 112.


mu
sm
St
h
pm
s

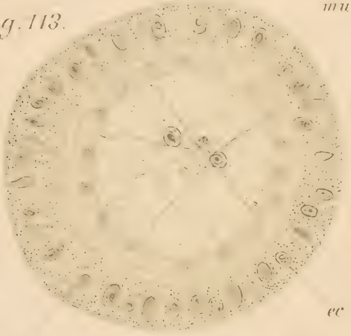
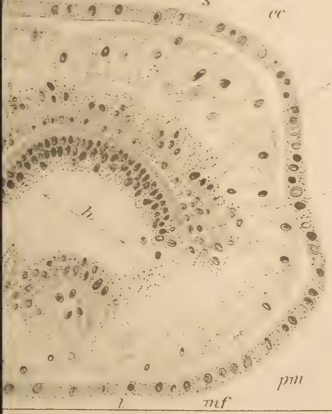


Fig. 113.


ec
mu
l
h
pm
mf
l

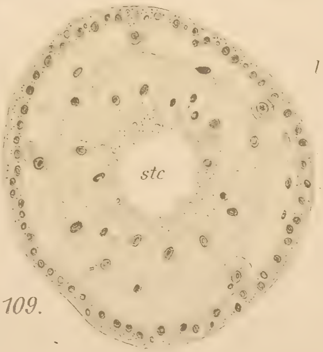


Fig. 109.

Fig. 97

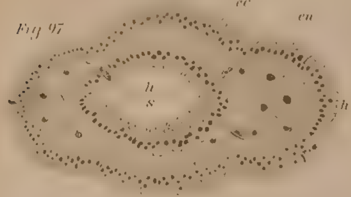


Fig. 99.

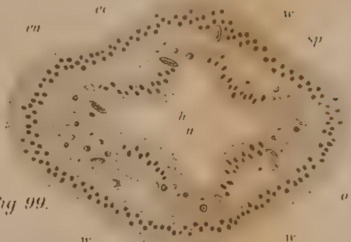

ec
en
w
sp
h
n
o

Fig. 101

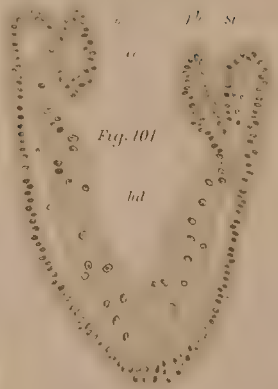


Fig. 102

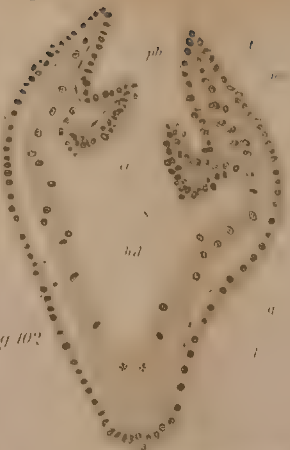


Fig. 112

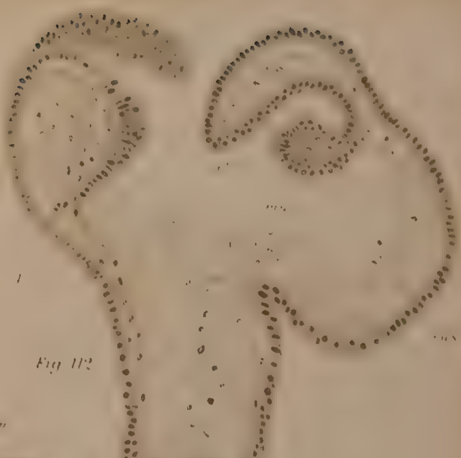


Fig. 98

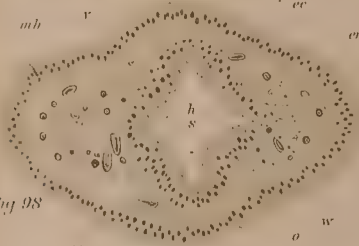

g
mq
ec
mh
r
en
h
s
h
w
o
sp
q
mq

Fig. 100.

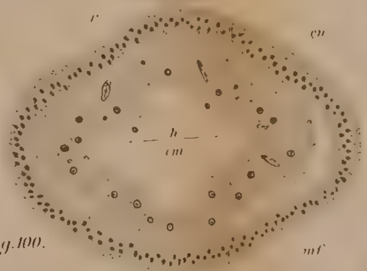

w
r
w
en
h
cm
mf

Fig. 107.

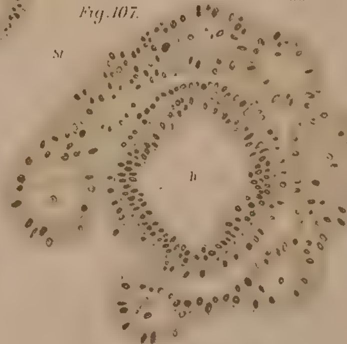


Fig. 110

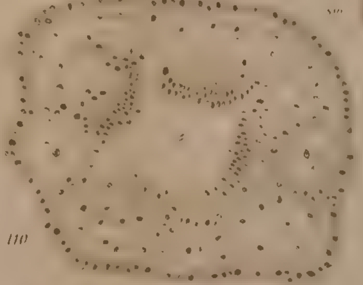


Fig. 103.

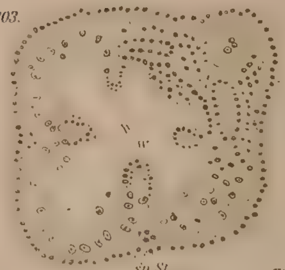

St
ec
en
w
w
t
mf
sp St

Fig. 106.

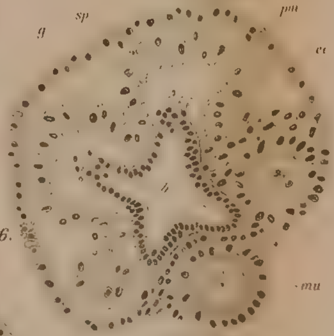

sp
g
pm
t
ec
h
t
mu

Fig. 113

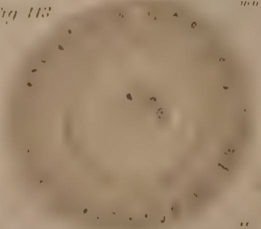


Fig. 104

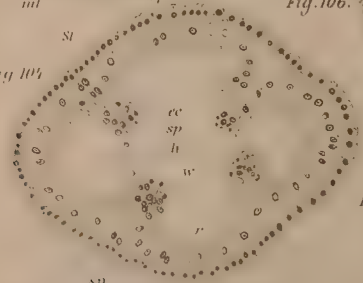

St
ec
sp
h
w
r
sp

Fig. 105

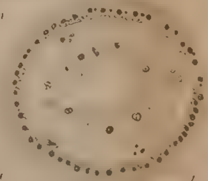


Fig. 108.

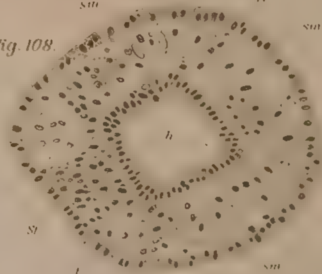

sm
ec
sm
St
ec
pm
h
St
t
sm

Fig. 111

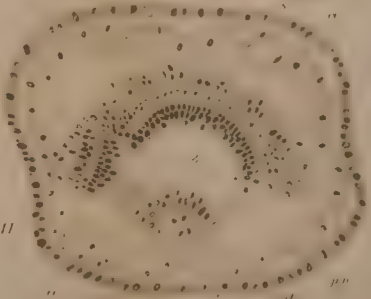
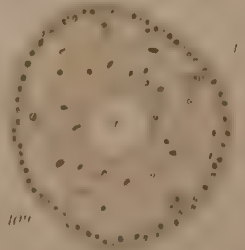


Fig. 109



Wilh. Engelmann

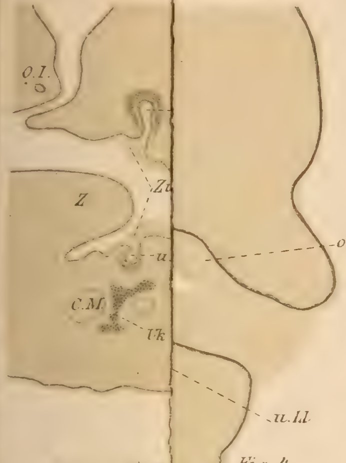

o.I.
Z
Zu
u
o.Il
C.M.
Uk
u.Il

Fig. 4.

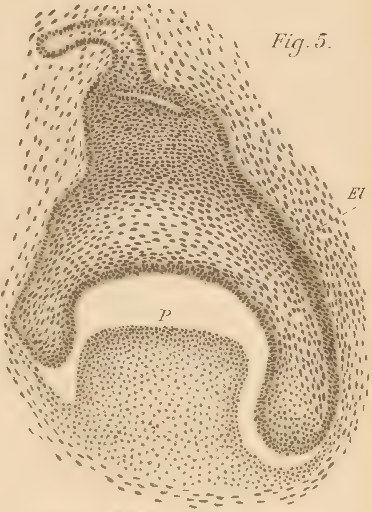
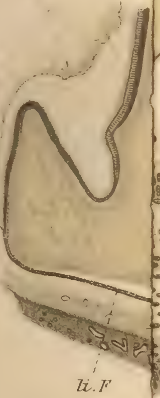


Fig. 5.



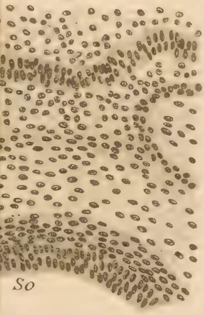


Fig. 11.

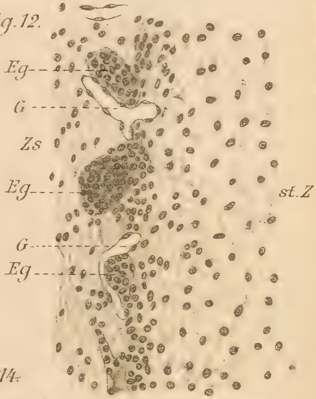
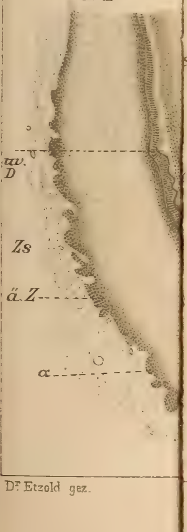

Eg
G
Zs
Eg
G
Eg
st.Z

Fig. 12.


st.Z
S
w.D
Zs
ä.Z
α

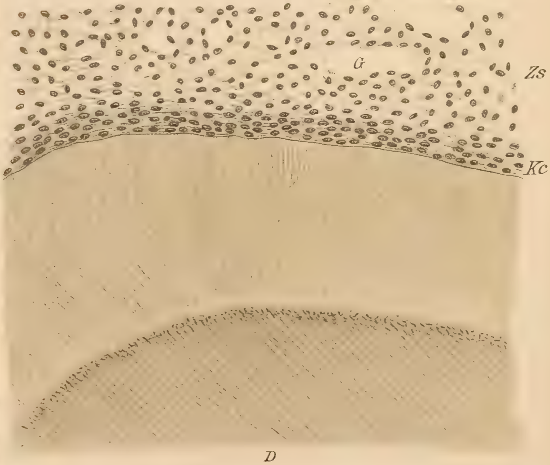


Fig. 14.

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

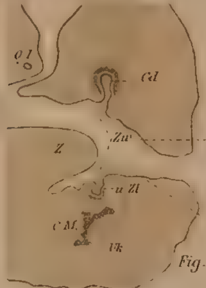

o.I
Cd
Zw
o.Ll
Z
u Zl
C.M.
Uk
u.Ll

Fig. 1

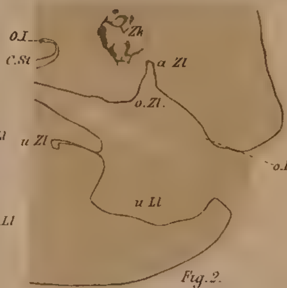

O.I.
C.St.
Zk
a Zl
o.Zl.
u Zl
o.Ll.
u Ll

Fig. 2.

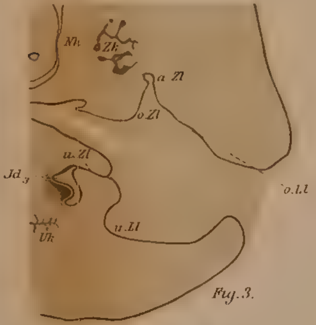

Nh
Zk
a Zl
o Zl
u. Zl
Jd
Uk
u.Ll
o.Ll

Fig. 3.

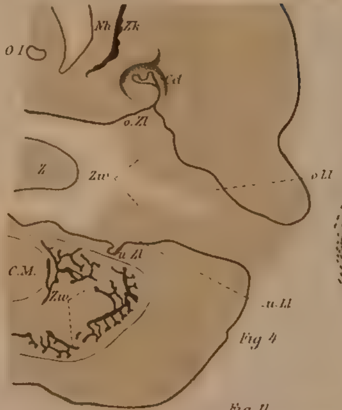

Nh
Zk
O I
Cd
o.Zl
Z
Zw
o Ll
u Zl
C.M.
Zw
u.Ll

Fig. 4

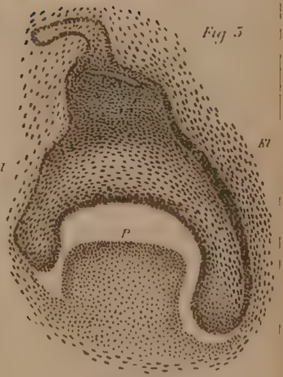
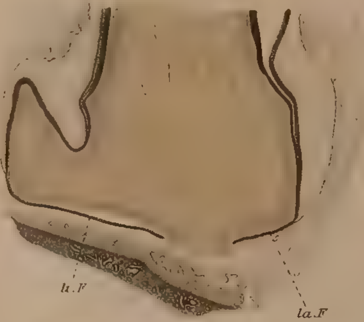


Fig. 5

Fig. 6.



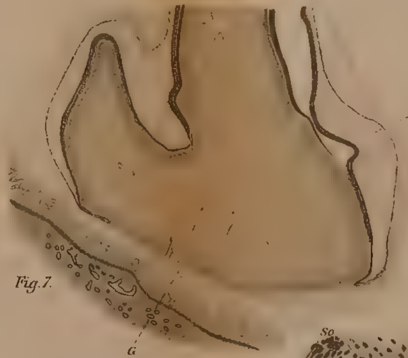


Fig. 7.

Fig. 11

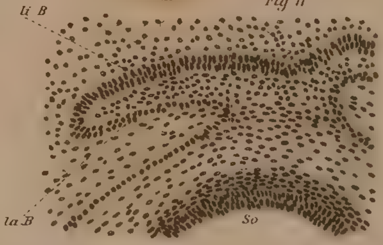
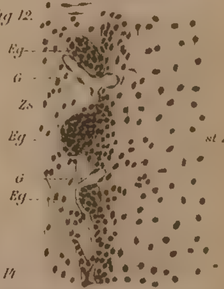


Fig. 12.


Eg
G
Zs
Eg
G
Eg
st Z

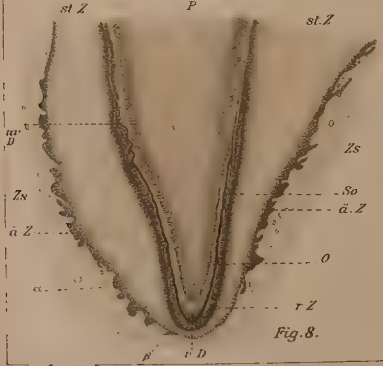
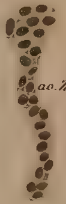

st Z
P
st.Z
m D
Zs
Zs
So
ä.Z
ä Z
O
α
r Z
β
D

Fig. 8.

Fig. 9



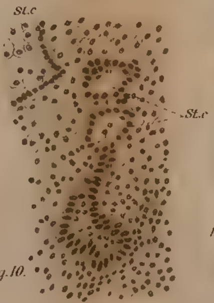


Fig. 10.

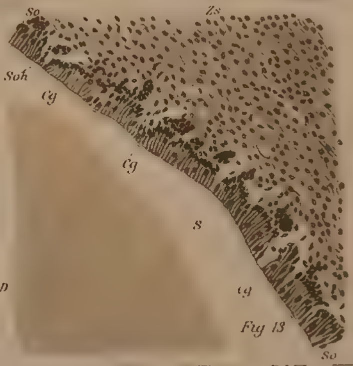
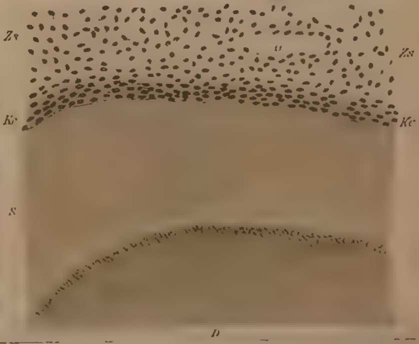

So
Zs
Soh
Cg
Cg
S
D
Cg
So

Fig. 13

Fig. 14


Zs
Zs
Kc
Kc
S
D

Wilh Engelmann

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LVIII. Taf. XXXIX.

Fig. 1.

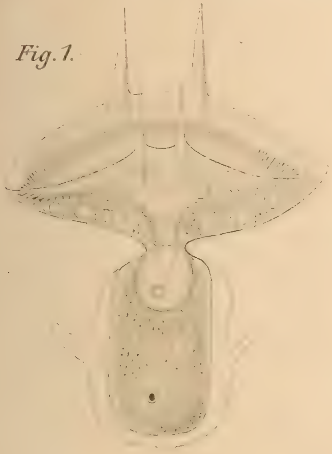


Fig. 2.

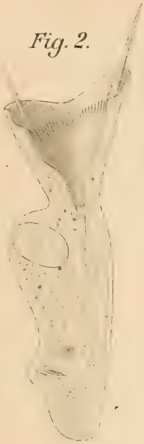


Fig. 3.

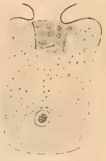


Fig. 6.

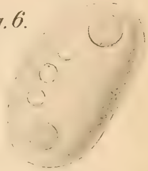


Fig. 5.

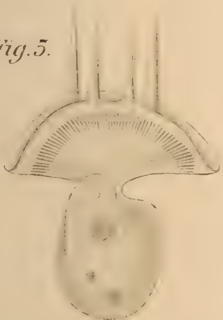


Fig. 7.

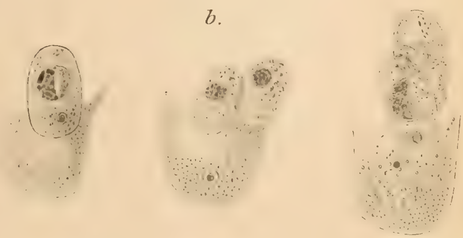
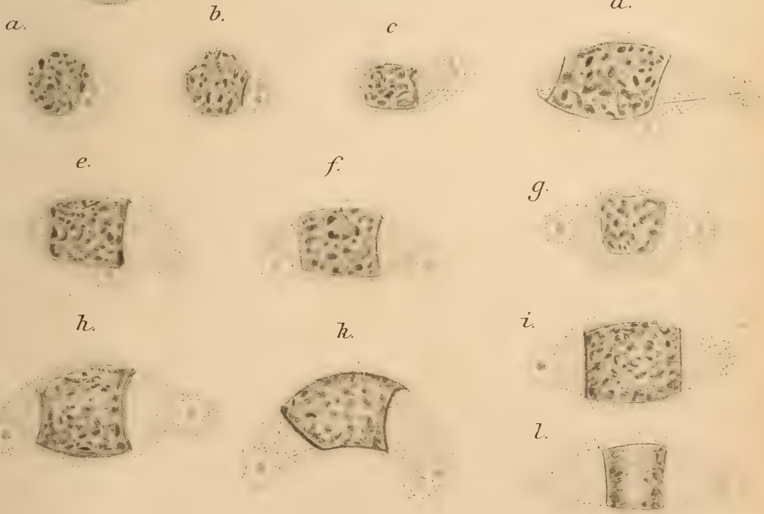
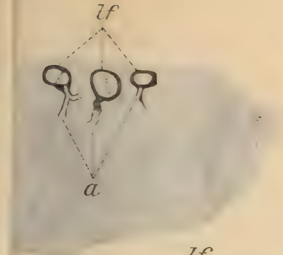
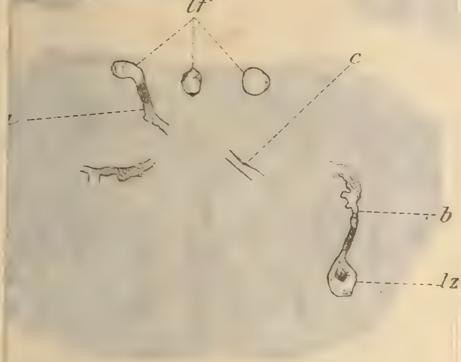


Fig. 4.



Rompel gez.
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.


lf
a


lf
c
b
lz

sch
a

sch

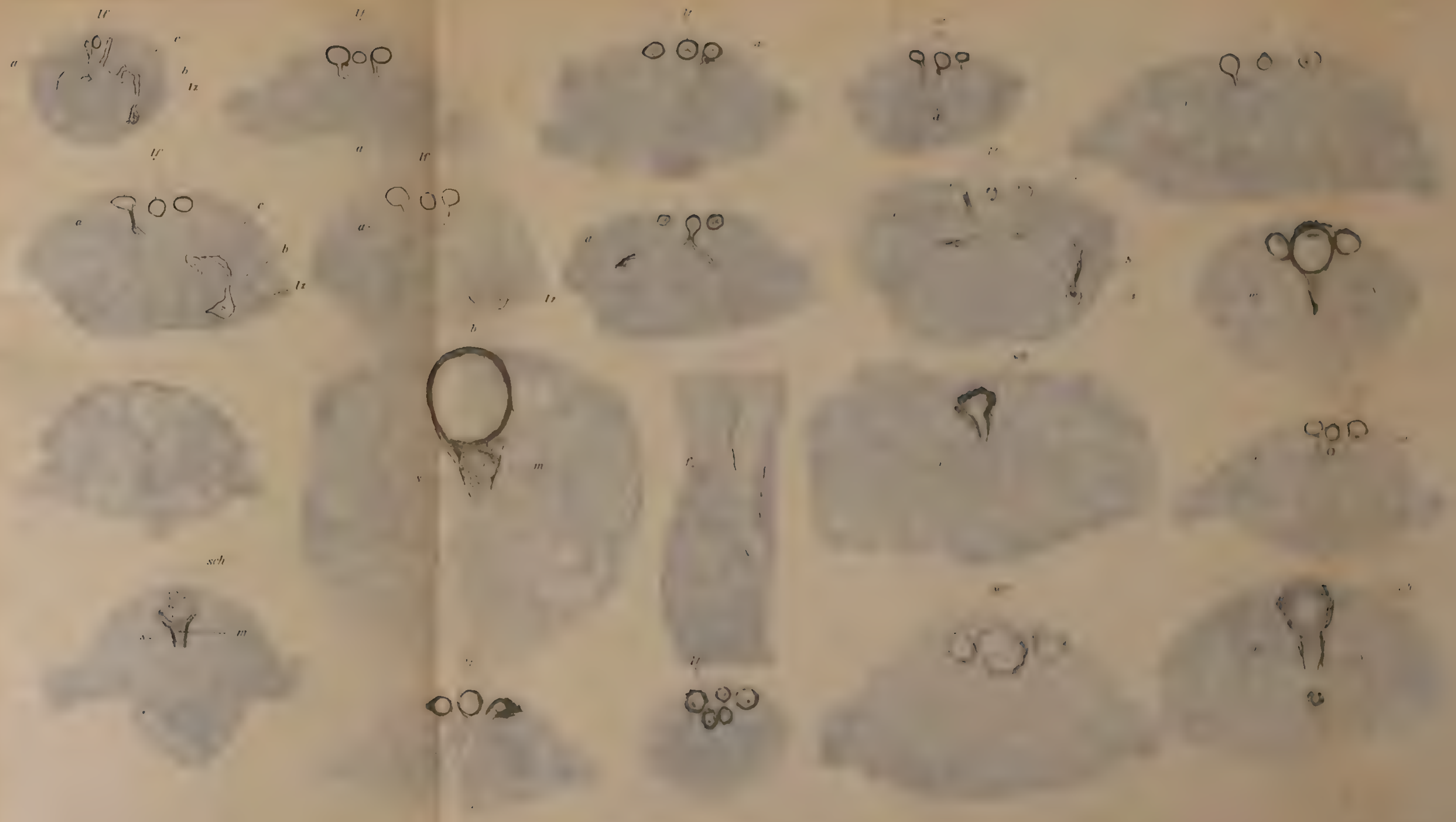

lf
a
c
b
lz
lf
lf
d
lf
a
c
b
lz
a
lf
a
a
lz
b
v
m
f
sch
s
m
lf

Fig. 1.

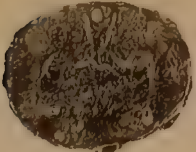


Fig. 2.

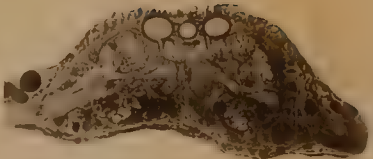


Fig. 3.

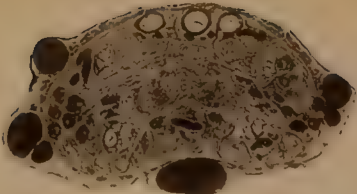


Fig. 4.

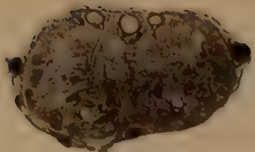


Fig. 5.

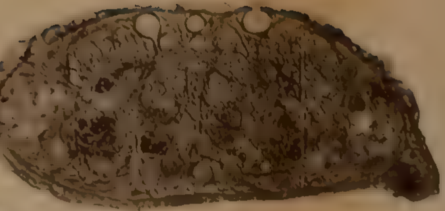


Fig. 6.

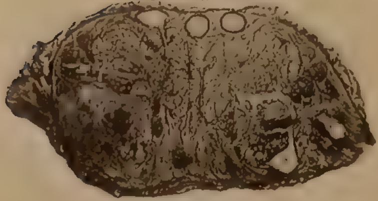


Fig. 7.

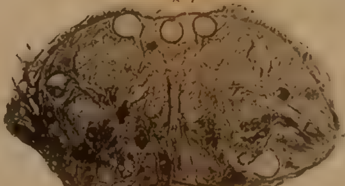


Fig. 8.

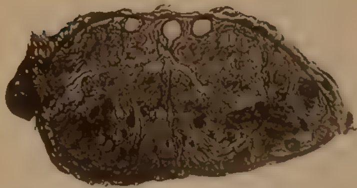


Fig. 9.

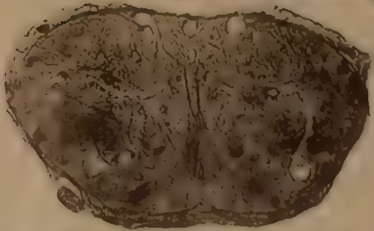


Fig. 10.

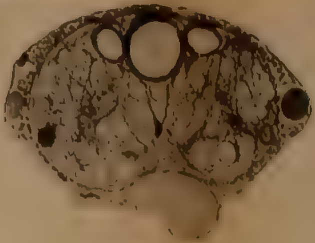


Fig. 11.

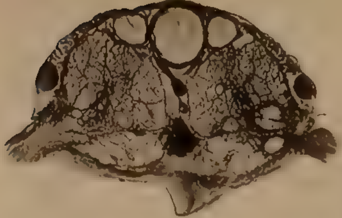


Fig. 12.

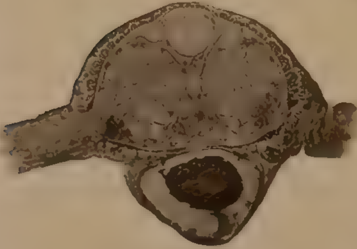


Fig. 13.

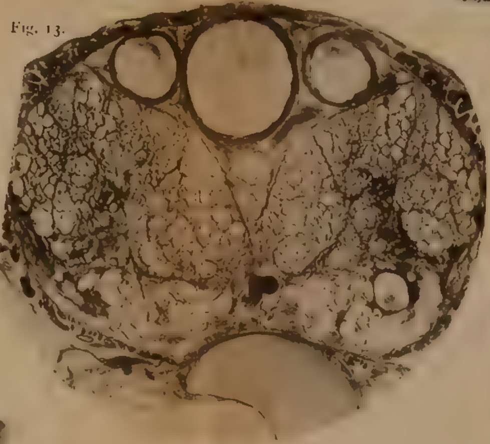


Fig. 14.

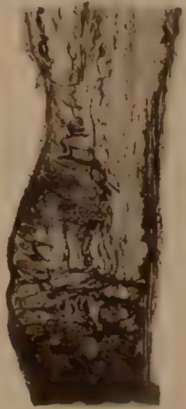


Fig. 15.

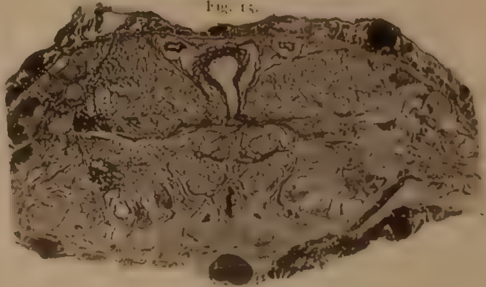


Fig. 16.

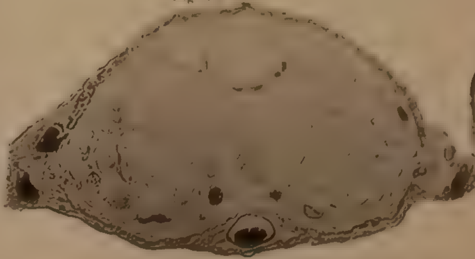
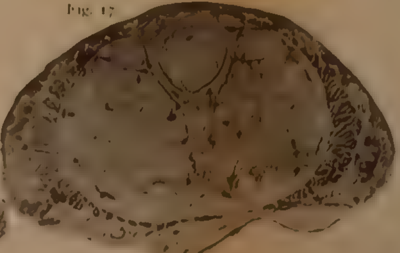


Fig. 17.



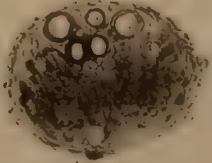
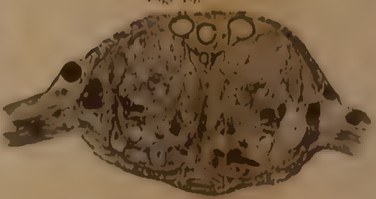


Fig. 18.

Fig. 19.



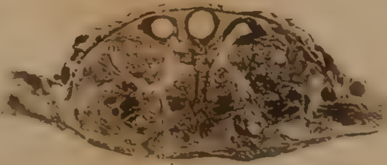


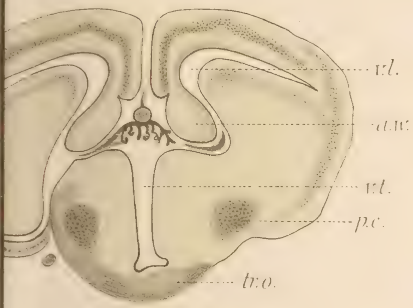
Fig. 20.

Friedländer, Phot.

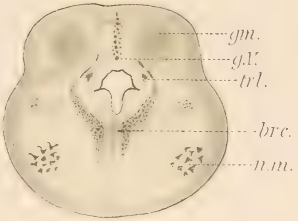
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lichtdruck v. Julius Klinkhardt, Leipzig.

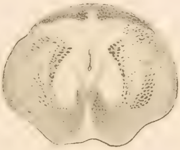
5.


v.l.
a.w.
v.t.
p.c.
tr.o.

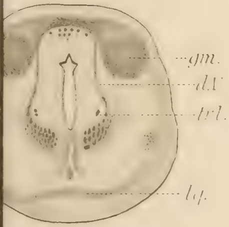
12.


gm.
g.V.
trl.
brc.
n.m.

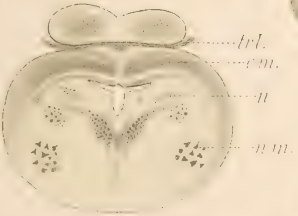
20.



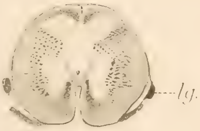
11.



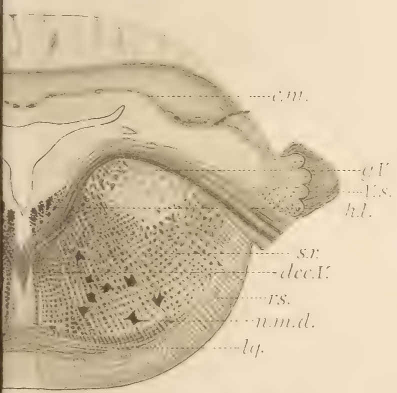
13.



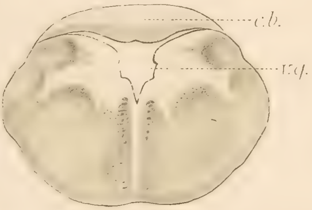
21.

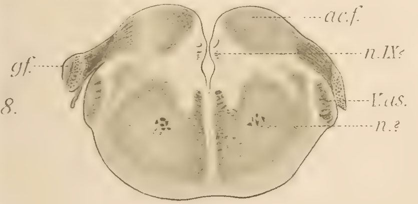


15.


c.m.
c.V
V.s.
h.l.
s.r.
dec.V.
rs.
n.m.d.
lq.

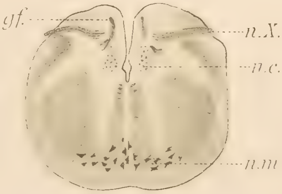
16.

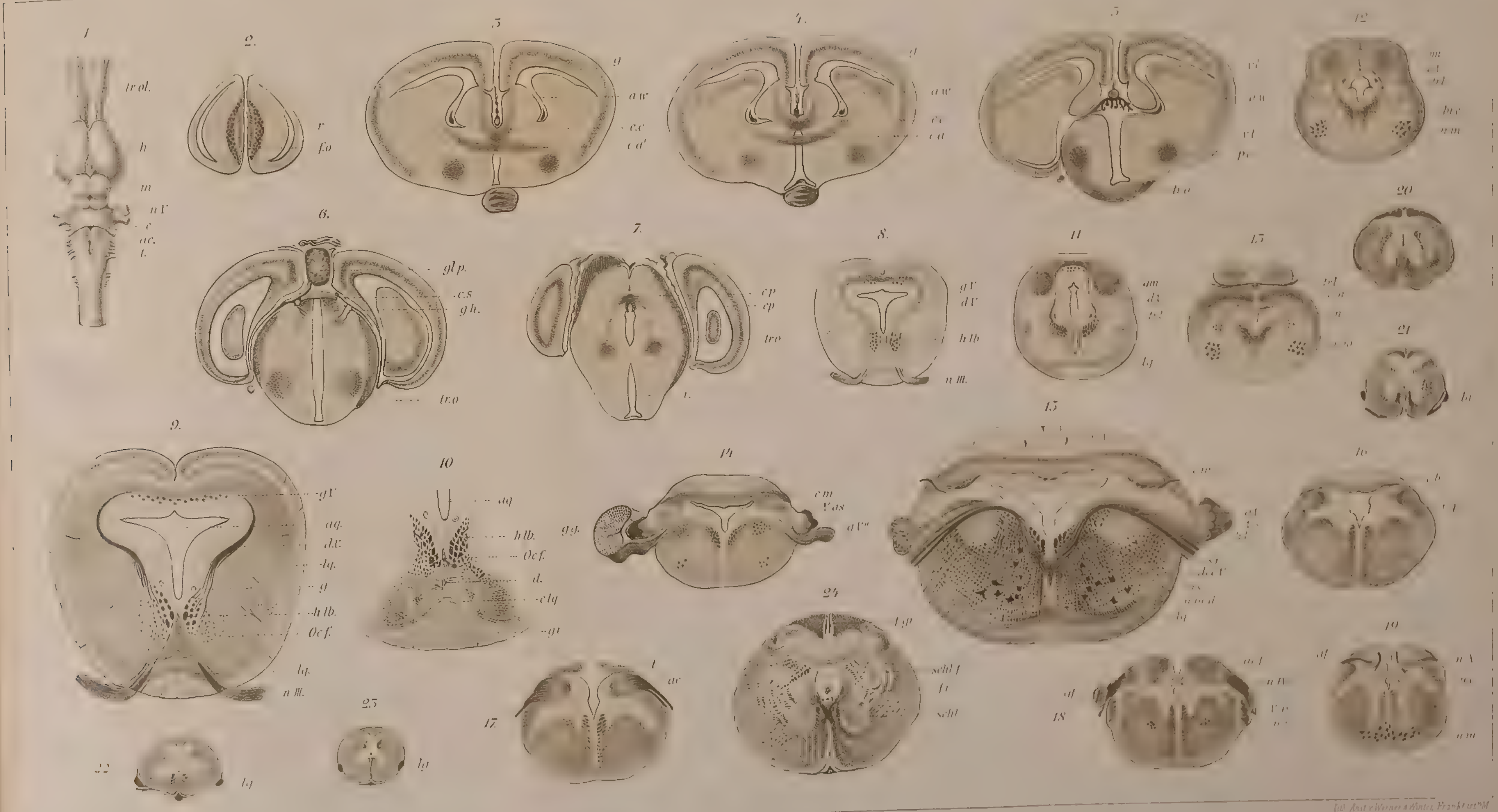



ac.f.
n.IX?
gf.
V.as.
n.?

18.

19.




1.
tr.ol.
h
m
n V
c
ac.
t.
2.
r
f.o
3.
g
a w
c.c
c a'
4.
g
a w
c.c
c a
5.
v l
a w
v l
pc
tr.o
12.
am
bre
6.
gl p.
c.s
g h.
tr.o
7.
cp
cp
tro
t.
8.
g V
d V
h lb
n III.
11.
am
d V
lq
13.
20.
21.
la
9.
g V
aq.
d.V.
lq.
g
h lb.
Ocf.
lq.
n III.
10
aq
h lb.
Ocf.
d.
c lq
gt
14
gg.
cm
V as
a V'''
15.
cm
lq
24
schl f
schl
16
17.
ac
18.
af
n IV
19.
af
n V
22.
lq
23.
lq

Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

[illegible] 1 2 50

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6020